

2 vols. - 15 Marks

Ad. Trubell

HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN EMBRYOLOGIE.



HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN EMBRYOLOGIE

VON

FRANCIS M. BALFOUR, M. A., F. R. S.,
FELLOW AND LECTURER OF TRINITY COLLEGE, CAMBRIDGE.

ZWEI BÄNDE.

MIT BEWILLIGUNG DES VERFASSERS

AUS DEM ENGLISCHEN ÜBERSETZT

VON

Dr. B. VETTER
A. O. PROFESSOR AM POLYTECHNIKUM IN DRESDEN.

ERSTER BAND.



JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
(VORMALS FRIEDRICH MAUKE).
1880.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

INHALT DES I. BANDES.

VORWORT.

In diesem Werke beabsichtigte ich eine Uebersicht über die Entwicklung der thierischen Formen zu geben, welche sich sowohl dem Studirenden als dem mit embryologischen Untersuchungen Beschäftigten nützlich erweisen sollte. Der vorliegende erste Band beschränkt sich, von den einleitenden Capiteln abgesehen, auf die Entwicklung der wirbellosen Thiere, während dem zweiten und letzten Bande die Wirbelthiere und die specielle Entwicklungsgeschichte der verschiedenen Organe vorbehalten bleiben.

Da dies Werk, wie ich glaube — ausser einem kleinen, aber brauchbaren Buche von PACKARD — den ersten Versuch einer umfassenden Bearbeitung der gesammten Wissenschaft der Embryologie von ihrem neuesten Standpunkt darstellt und da ein grosser Theil des darin enthaltenen Materials in den gebräuchlichen Lehrbüchern nicht zu finden ist, so schien es wünschenswerth, aussergewöhnlich reichliche Verweisungen auf die Quellenwerke beizufügen. Demgemäss habe ich am Ende jedes Capitels oder manchmal auch jedes Capitelabschnitts eine Liste der wichtigsten auf den fraglichen Gegenstand bezüglichen Arbeiten zusammengestellt. Die einzelnen Nummern der Listen sind mit fortlaufenden Ziffern versehen, auf welche dann jedesmal im Text verwiesen wird. Ausserdem sind diese Listen am Ende jedes Bandes nochmals als Anhang abgedruckt. Natürlich erheben sie keineswegs den Anspruch, ein vollständiges Literaturverzeichniss der ganzen Wissenschaft zu bilden.

Um den Gebrauch des Buches für Studirende zu erleichtern, wurden zwei verschiedene Typen verwendet. Die allgemeineren Abschnitte des Werkes sind mit grossen Typen gedruckt, während kleinere Typen gewählt wurden für die meisten theoretischen Erörterungen, für die Details vieler eigenthümlicher Entwicklungserscheinungen, für die Geschichte der minder wichtigen Formen und für Streitfragen im allgemeinen. Der Studirende wird nun, ganz besonders wenn er seine embryologischen Studien erst beginnt, seine Aufmerksamkeit am besten ganz auf die grossgedruckten Partien beschränken; natürlich ist dabei vorauszusetzen, dass er sich bereits genügende Kenntnisse in der Vergleichenden Anatomie erworben habe.

Seitdem die Entwicklungstheorie als feststehende Lehre angenommen worden ist, hat man auch allgemein die hohe Bedeutung der Embryologie für jede morphologische Betrachtungsweise anerkannt; allein gerade der grosse Eifer, mit welchem dieses Gebiet der Wissenschaft in den jüngsten Jahren in Angriff genommen wurde, hat das Erscheinen einer grossen Zahl unvollständiger und sich widersprechender Beobachtungen und Theorien veranlasst, und in der That war es keine leichte Aufgabe, diese einer auch nur einigermaassen geordneten und systematischen Darstellung einzufügen. Manche Embryologen werden sogar wahrscheinlich der Ansicht sein, dass jeder Versuch dieser Art gegenwärtig noch verfrüht und daher von vornherein zum Misslingen verurtheilt sei. Ich muss es Andern überlassen, zu entscheiden, inwiefern mein Bestreben gerechtfertigt war. Dass die folgenden Blätter mancherlei Irrthümer und Mängel enthalten, ist, fürchte ich, nur allzu gewiss, allein ich hoffe zuversichtlich, dass eben Jene, welche dieselben zu entdecken am meisten befähigt sind, sie auch mit der freundlichsten Nachsicht entschuldigen werden.

Das Buch ist reichlich mit Abbildungen ausgestattet, welche zumeist nach fremden oder nach meinen eigenen Originalabhandlungen und Zeichnungen speciell für diesen Zweck von Mr. Collings geschnitten worden sind, der keine Mühe scheute, um die Holzschnitte so klar und verständlich als möglich zu machen. Ich hoffe, meine Leser werden von dem Resultat nicht enttäuscht sein. Die Quellen, denen die Holzschnitte entnommen wurden, sind überall

angegeben, und wo sich keine solche Angabe findet, da stammen die Abbildungen von mir her.

Ich ergreife gern diese Gelegenheit, um den Herren Professoren AGASSIZ, HUXLEY, GEGENBAUR, LANKESTER, TURNER, KÖLLIKER und CLAUS, sowie Sir JOHN LUBBOCK, Mr MOSELEY und Mr. P. H. CARPENTER meine grosse Erkenntlichkeit für die Erlaubniss auszusprechen, Clichés von Holzschnitten aus ihren Werken verwenden zu dürfen.

Ebenso bin ich zahlreichen Freunden, welche mich bei meiner Arbeit in verschiedenster Weise unterstützten, aufrichtigen Dank schuldig. Professor KLEINENBERG in Messina hat sämmtliche Probebogen durchgesehen und viele werthvolle Berichtigungen beigefügt. Mein Freund und früherer Schüler Mr. ADAM SEDGWICK war mir bei der Correctur der Bogen eine grosse Hilfe. Sodann genoss ich den Vortheil, zahlreiche wichtige Mittheilungen von Professor LANKESTER besonders in dem Capitel über die Mollusken verwerthen zu können, und Mr. P. H. CARPENTER hatte die Güte, das Capitel über die Echinodermen zu revidiren.

Nicht minder fühle ich mich den Herren Dr. MICHAEL FOSTER, Mr. MOSELEY und Mr. DEW-SMITH für Rath und Beistand zu grossem Dank verpflichtet.



EMBRYOLOGIE.

EINLEITUNG.

Die Embryologie bildet eine grosse und wichtige Abtheilung der Biologie. Genau nach der Bedeutung des Wortes genommen müsste sie sich eigentlich mit dem Wachsthum und dem Bau der Organismen während ihrer Ausbildung innerhalb der Eihäute befassen, bevor dieselben im stande sind, ein selbständiges Dasein zu führen. Die neueren Untersuchungen haben jedoch gezeigt, dass eine solche Abgrenzung der Wissenschaft durchaus künstlicher Natur wäre, und deswegen wird der Ausdruck Embryologie gegenwärtig so verwendet. dass derselbe die Anatomie und Physiologie eines Organismus während der ganzen Zeit umfasst, welche zwischen den Augenblick seines ins Lebentreten und die Erreichung des ausgewachsenen Zustandes fällt.

Der Hauptgegenstand der wissenschaftlichen Embryologie lässt eine zwiefache Eintheilung zu. Er kann in eine Reihe von Abtheilungen zerlegt werden, deren jede sich entweder mit einer speciellen Gruppe von Organismen oder mit einem besonderen Abschnitte der ganzen Wissenschaft befasst. Wird sie in der ersterwähnten Weise behandelt, so zerfällt die Wissenschaft natürlicher Weise in eine Embryologie der Pflanzen und eine Embryologie der Thiere, deren jede wieder Unterabtheilungen zulässt. Nach der zweiten Weise zerfällt der Gegenstand in zwei Hauptabtheilungen, nämlich in physiologische und anatomische Embryologie.

Das vorliegende Werk handelt nur von der Embryologie der Thiere und beschränkt sich ferner nur auf diejenigen Thiere, welche als Metazoen zusammengefasst werden. Ausserdem wird die Wissenschaft mehr von ihrer morphologischen oder anatomischen als von ihrer physiologischen Seite ins Auge gefasst werden.

Die wunderbare Erscheinung der Entwicklung eines hochcomplicirten lebenden Wesens aus einem einfachen, undifferenzirten Keime,

in welchem man nur vermöge der allerneuesten mikroskopischen Hilfsmittel irgendwelche wahrnehmbare Spur des Lebens zu entdecken vermag, hat natürlicher Weise die Aufmerksamkeit der Biologen schon seit den ältesten Zeiten auf sich gezogen. Vor der Aufstellung der Zellentheorie wusste man nicht, dass die Entstehung eines Organismus aus dem Keime ein Vorgang von im wesentlichen derselben Natur sei wie das Wachsthum des vollständig ausgebildeten Individuums, und die embryologischen Untersuchungen waren daher mit allerhand unnöthigen Speculationen über den Ursprung des Lebens vermengt [1]).

Die Schwierigkeiten, welche sich dem Verständniss der Bildung eines Individuums aus dem structurlosen Keim entgegenstellen, haben die Anatomen dann zu einer gewissen Zeit dahin geführt, dass die Ansicht Aufnahme fand, „nach welcher der Embryo wenn auch in durchaus unsichtbarer Form von vornherein im Ei vorhanden sein und die Veränderungen, welche während der Bebrütung des Eies stattfinden, nicht in einer Neubildung von Theilen, sondern in einem Wachsthum, d. h. in einer Ausdehnung verbunden mit entsprechenden Veränderungen des bereits existirenden Keimes bestehen sollten".

So gross auch das Interesse ist, welches sich an die einfachen und vereinzelten Lebensgeschichten individueller Organismen knüpft, so ist doch dieses Interesse noch um das Zehnfache gesteigert worden durch die Verallgemeinerungen von CHARLES DARWIN.

Es war schon längst erkannt worden, dass die Embryonen und Larven der höhern Formen einer jeden Gruppe im Verlaufe ihrer Entwicklung eine Reihe von Stadien durchmachen, in welchen sie mehr oder weniger vollkommen den niedrigen Formen derselben Gruppe gleichen [2]). Diese merkwürdige Erscheinung erhält ihre Erklärung durch DARWIN's Abstammungslehre. Nach dieser Theorie existiren zwei hauptsächlich wirksame und in gewissem Sinne einander entgegenwirkende Principien, welche die gegenwärtige Ordnung der organischen Welt möglich gemacht haben. Dieselben sind unter dem Namen der Gesetze der Erblichkeit und der Variabilität bekannt. Das erste dieser Gesetze sagt aus, dass die Charaktere eines Organismus auf allen Stufen seiner Existenz bei seinen Nachkommen auf entsprechenden Stufen sich wiederholen. Das zweite dieser Gesetze behauptet, dass die Nachkommenschaft niemals genau ihren Aeltern

[1]) Eine bemerkenswerthe Ausnahme von dieser allgemeinen Erscheinung macht WOLFF, denn obgleich er keine klare Kenntniss davon hatte, was wir eine Zelle nennen, so besass er doch sehr deutliche Vorstellungen über das Verhältniss zwischen Wachsthum und Entwicklung.

[2]) VON BAER, welchem oft das Verdienst zugeschrieben wird, die obige Verallgemeinerung aufgestellt zu haben, huldigte in Wirklichkeit einer etwas abweichenden Ansicht; er glaubte (Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere, S. 224), dass die Embryonen höherer Formen niemals den erwachsenen Stadien der niedrigeren Formen, sondern nur den Embryonen der letzteren glichen. VON BAER befand sich im Irrthum, wenn er die Verallgemeinerung so absolut einschränkte; allein immerhin kommt seine Darstellung der Wahrheit viel näher als eine unbeschränkte Behauptung von der genauen Aehnlichkeit der Embryonen höherer Formen mit den Erwachsenen der niedrigeren Formen.

gleicht. Durch die gemeinsame Thätigkeit dieser beiden Principien wird eine beständige Abweichung von einem älterlichen Typus möglich, da jede neu erworbene Variation die Tendenz hat, sich zu vererben.

Das höchst wichtige Gesetz der Entwicklung, das wir soeben ausgesprochen haben und das ganz besonders durch die Untersuchungen von HUXLEY und KOWALEVSKY[1]) auch über die Grenzen der mehr oder weniger künstlichen von den Naturforschern aufgestellten Gruppen hinaus auf das ganze Thierreich ausgedehnt worden ist, stellt nur einen speciellen Fall des ersten der obgenannten Gesetze dar. Dieses Gesetz, in Uebereinstimmung mit der Abstammungslehre erläutert, sagt nichts weiter aus, als dass jeder Organismus im Verlaufe seiner individuellen Ontogenie die Geschichte der Umbildung seiner Vorfahren wiederholt. Es lässt sich auch noch auf andere Weise ausdrücken, so dass sein inniger Zusammenhang mit den Gesetzen der Vererbung und der Abänderung deutlicher in die Augen springt: Jeder Organismus wiederholt die von seinen sämmtlichen Vorfahren vererbten Variationen auf successiven Stufen seiner individuellen Ontogenie, welche denjenigen entsprechen, auf welchen die Variationen bei seinen Vorfahren zum Vorschein kamen. Diese Art, das Gesetz auszudrücken, zeigt uns sofort, dass es eine nothwendige Folgerung aus dem Erblichkeitsgesetze ist. Die obigen Betrachtungen stellen auch die Thatsache klar ins Licht, dass die Vergleichende Embryologie eine sehr grosse Tragweite für die Phylogenie oder die Geschichte der Racen oder Gruppen besitzt, welche einen der wichtigsten Zweige der Zoologie bildet.

Wenn nun die Dinge so lägen, dass jeder Organismus in seiner Entwicklung eine vollständige Urkunde seines Ursprungs enthielte, so wären allerdings die Probleme der Phylogenie auf dem besten Wege zu ihrer Lösung. Allein in Wirklichkeit ist das oben ausgesprochene Gesetz gleich allen andern physikalischen Gesetzen der Ausdruck für ein Verhältniss, das eintreten würde ohne störende Nebenumstände. Einen solchen Zustand der Dinge findet man aber in der Natur nicht, sondern die Entwicklung, wie sie thatsächlich vorkommt, ist die Resultante aus einer Reihe von Einflüssen, unter denen die Vererbung nur einen einzigen darstellt. In Folge dessen ist die embryologische Urkunde, wie sie sich uns gewöhnlich darbietet, sowohl unvollkommen als auch irreleitend. Sie lässt sich wohl mit einem alten Manuscript vergleichen, aus welchem zahlreiche Blätter verloren gegangen und andere an die falsche Stelle gekommen sind, während gefälschte Partien durch eine spätere Hand dazwischengeschoben wurden. Die embryologische Urkunde zeigt sich beinah stets bedeutend abgekürzt im Einklang mit der Tendenz der Natur (einer Tendenz, welche nach dem Princip des Ueberlebens des Passendsten zu erklären ist), ihre Ziele durch die leichtesten Mittel zu erreichen. Die Zeit und Auf-

[1]) HUXLEY war der erste, welcher zeigte, dass der Körper der *Cœlenterata* aus zwei Schichten aufgebaut ist, und welcher dieselben mit den beiden primären Keimblättern der Wirbelthiere identificirte.

einanderfolge der Entwicklung einzelner Theile wird oft abgeändert und schliesslich kommen sogar secundäre Structureinrichtungen zum Vorschein, welche den Embryo oder die Larve für besondere Existenzbedingungen geeignet machen. Wenn man die Lebensgeschichte einer beliebigen Form vollständig kennen gelernt hat, so bleibt dem wissenschaftlichen Embryologen immer noch der allerschwierigste Theil seiner Aufgabe zu bearbeiten übrig. Wie der Philologe mit seinem Manuscript verfahren muss, so hat auch der Embryologe durch einen Process sorgfältiger und kritischer Prüfung zu bestimmen, wo sich die Lücken befinden; er hat die späteren Einschiebungen aufzudecken und wieder die ursprüngliche Ordnung herzustellen, wo dieselbe gestört worden ist.

Die Ziele der Vergleichenden Embryologie, wie sie in dem vorliegenden Werke abgegrenzt wurde, sind von zweierlei Art: Erstens, eine Unterlage für die Phylogenie zu schaffen, und zweitens, die Basis für die Organogenie oder den Ursprung und die Entwicklung der Organe zu liefern. Die Berechtigung dazu, dass man die Resultate der Vergleichenden Embryologie bei der Lösung des Problems in diesen beiden Abtheilungen der Wissenschaft verwerthet, ist einfach in dem oben ausgesprochenen Gesetze zu suchen; allein die Resultate müssen natürlich mit den bereits angedeuteten Einschränkungen verwerthet werden, und in beiden Fällen bildet eine genaue Kenntniss der Vergleichenden Anatomie die nothwendige Vorstufe für ihr Studium.

Entsprechend den oben angegebenen Zielen können wir nun die Vergleichende Embryologie in zwei Abtheilungen zerlegen.

Die in beiden Abtheilungen verwendete wissenschaftliche Methode ist diejenige der Vergleichung, welche in der That wesentlich dieselbe ist wie die Methode der Vergleichenden Anatomie. Mit Hilfe dieser Methode wird es möglich, die secundären embryonalen Charaktere mit grösserer oder geringerer Sicherheit von den primären, von den Vorfahren stammenden Charakteren zu unterscheiden, den relativen Werth zu bestimmen, welcher den Resultaten vereinzelter Beobachtungen beizumessen ist und allgemein aus den Rohmaterialien der zusammengehäuften Thatsachen eine Wissenschaft aufzubauen. Ferner befähigt sie jeden Beobachter, zu wissen, auf welche Gesichtspunkte er hauptsächlich seine Aufmerksamkeit zu richten hat, und so verhütet sie jene einfache Anhäufung zusammenhangsloser Thatsachen, welche nur allzuleicht den Fortschritt der Wissenschaft, den sie doch eigentlich zu fördern bestimmt sind, hemmen und unmöglich machen.

In der Abtheilung der Phylogenie haben wir nun folgende wichtigere Punkte anzustreben:

1) Zu beweisen, inwieweit die Vergleichende Embryologie Vorfahrenformen kennen lehrt, welche den sämmtlichen Metazoen gemeinsam sind. Beispiele solcher Formen sind von verschiedenen Embryologen im Ei selber erkannt worden, von dem man annimmt, dass es die einzelligen voralterlichen Formen aller Metazoen repräsentire, dann im Ei am Ende der Furchung, in welchem Zustande es als die älterliche Form auf der Stufe eines vielzelligen Protozoons betrachtet

wird, sodann in der zweischichtigen Gastrula etc., welche von HAECKEL für die vorälterliche Form aller Metazoen erklärt wird [1]).

2) Zu zeigen, inwieweit eine bestimmte embryonale Larvenform in der Ontogenie der Glieder einer oder mehrerer Gruppen des Thierreiches constant wieder erzeugt wird und inwieweit solche Larvenformen sich als die vorälterlichen Typen für diese Gruppen auffassen lassen.

Als Beispiele solcher Formen können citirt werden der mit sechs Gliedmaassen ausgestattete *Nauplius*, welchen FRITZ MÜLLER für die Vorfahrenform der Crustaceen hält, die Trochosphärenlarve von LANKESTER, welche er den Mollusken, den Würmern und den Echinodermen gemeinsam zuschreibt, die Planula der Coelenteraten u. s. w.

3) Zu zeigen, inwiefern solche Formen mit lebenden oder fossilen Formen im ausgewachsenen Zustande übereinstimmen, wobei die Voraussetzung besteht, dass eine derartige Uebereinstimmung eine innige verwandtschaftliche Beziehung der fraglichen lebenden oder fossilen Formen mit den Voraltern derjenigen Gruppe andeute, in welcher die betreffende Larvenform vorkommt. Es ist allerdings nicht leicht, Beispiele einer sehr genauen Uebereinstimmung dieser Art zwischen den Larvenformen der einen und der lebenden oder fossilen Form einer anderen Gruppe aufzuzählen. Die Larven einiger Chätopoden mit langen provisorischen Borsten gleichen fossilen Chätopoden. Die Räderthierchen zeigen in manchen Punkten Aehnlichkeit mit der Trochosphäre, ganz besonders mit derjenigen Form derselben, welche für die Mollusken charakteristisch ist. Die Turbellarien haben gewisse Züge mit der Planula der Coelenteraten gemeinsam. Manche Gephyreen gleichen durch das Vorhandensein eines präoralen Lappens gewissen Trochosphärentypen. Die Larve der Tunicaten hat die Charaktere eines einfachen Typus der Chordaten.

Innerhalb der Grenzen einer einzelnen Gruppe dagegen sind Uebereinstimmungen dieser Art ziemlich zahlreich zu finden. Unter den Craniata findet die Kaulquappe der Anuren ihren lebenden Repräsentanten in den Fischen und vielleicht ganz besonders in den Myxinoiden. Die Larvenformen der Insecten nähern sich dem *Peripatus* an. Die mit Stiel versehene Larve von *Comatula* wird von dem lebenden *Pentacrinus* und *Rhizocrinus* reproducirt u. s. w. Zahlreiche Beispiele derselben Erscheinung findet man unter den Crustaceen.

4) Zu zeigen, inwiefern bei dem Embryo oder der Larve Organe zum Vorschein kommen, welche im erwachsenen Zustande sich entweder ganz zurückbilden oder functionslos werden, während sie bei Gliedern einer anderen Gruppe oder bei den tiefer stehenden Gliedern derselben Gruppe dauernd persistiren. Fälle von dieser Art kommen ungemein häufig vor und wir brauchen deshalb nur einige Beispiele zu erwähnen, wie z. B. die Kiemenspalten und den Wolff'schen

[1]) Der Werth dieser sowohl wie der noch anzuführenden Vergleichungen soll an geeigneter Stelle im weiteren Verlaufe des Werkes discutirt werden; ihre Erwähnung an diesem Orte soll also noch keineswegs nothwendig andeuten, dass ich dieselben ohne weiteres annehme.

Körper bei den Embryonen der höheren Craniata, um die Art von Fällen anzudeuten, welche wir im Auge haben. Aus diesen lassen sich dieselben Folgerungen ziehen wie aus den im vorigen Abschnitte erwähnten Fällen.

5) Zu zeigen, inwiefern gewisse Organe im Verlauf ihrer Entwicklung einen Zustand durchmachen, welcher bei einer anderen niedrigen Form ein dauernder Zustand ist. Aus den Beispielen dieser Art lassen sich mancherlei phylogenetische Folgerungen ziehen, obgleich sie eine grössere Tragweite für die Organologie als für die Phylogenie haben.

Die Betrachtungen, welche wir anstellten, um zu zeigen, dass sich die Geschichte der Vorfahren in der Ontogenie der Individuen wiederholt, finden mit gleichem Rechte Anwendung auf die Entwicklung der Organe. Demgemäss lassen sich die speciellen Fragen in der Organologie, auf welche die Vergleichende Embryologie ihr helles Licht wirft, unter den folgenden Gesichtspunkten behandeln.

1) Ursprung und Homologien der sogenannten Keimblätter oder derjenigen Schichten, in welche sich der Embryo unmittelbar nach der Eifurchung sondert.

2) Ursprung der primären Gewebe, des Epithel-, Nerven-, Muskel-, Bindegewebes u. s. w. und ihre Beziehung zu den Keimschichten.

3) Ursprung der Organe. Der Ursprung der primitiven Organe steht im innigsten Zusammenhang mit demjenigen der Keimschichten. Die erste Differenzirung des segmentirten Eies führt dazu, dass sich die Zellen des Embryos in Form zweier Schichten anordnen, einer äusseren, welche als Epiblast, und einer inneren, welche als Hypoblast bezeichnet wird. Die äussere derselben stellt ein primitives Sinnesorgan, die innere ein primitives Verdauungsorgan dar.

4) Allmähliche Entwicklung der complicirteren Organe und Organsysteme.

Dieser Theil unseres Gegenstandes steht beinah in noch innigerer Verbindung mit der Vergleichenden Anatomie als der erste, welcher sich mit den Fragen der Phylogenie befasst, ja er ist ohne dieselbe geradezu bedeutungslos.

FORTPFLANZUNG.

Eine Untersuchung über die Fortpflanzung muss logischer Weise derjenigen über die Embryologie vorausgehen. Die Fortpflanzung besteht im wesentlichen aus der Ablösung eines Theils eines Organismus, welcher die Fähigkeit hat, sich zu einer Form zu entwickeln, welche derjenigen ähnlich ist, die ihm den Ursprung gab. Die einfachsten Formen der Fortpflanzung sind diejenigen, welche bei den **Protozoen** vorkommen.

In dieser Gruppe kann die Fortpflanzung auf die verschiedenste Weise stattfinden. Ihre Formen lassen sich aber doch unter drei Gruppen bringen: 1) Theilung, 2) Knospung oder Sprossung und 3) Sporenbildung.

Die Fortpflanzung kann unter diesen drei Formen entweder erst nach und scheinbar in Folge eines sehr wichtigen Processes eintreten, welcher als Conjugation bezeichnet wird und welcher in der zeitweiligen oder dauernden Verschmelzung zweier oder mehrerer Individuen besteht, oder sie kann auch spontan, d. h. unabhängig von einer solchen vorausgehenden Conjugation stattfinden.

Die Fortpflanzung durch Theilung besteht einfach in der Zerspaltung eines Organismus in zwei gleiche Theile, wobei sich der Kern, wenn ein solcher überhaupt vorhanden ist, gleichzeitig mit dem Zellkörper theilt. Diese Vermehrungsart ist die denkbar einfachste und es folgt darauf keinerlei weitere Entwicklung, da ja die daraus entstandenen Organismen der älterlichen Form vollständig gleichen, mit einziger Ausnahme der Grösse. Neben der einfachen Theilung kann auch eine vielfache Theilung stattfinden, wie z. B. bei den Flagellaten, wo Drysdale und Dallinger gezeigt haben, dass ein innerhalb einer structurlosen Hülle eingeschlossenes Individuum sich zuerst in zwei, dann in vier Stücke theilen kann u. s. w.

Der Process der Knospung unterscheidet sich von demjenigen der einfachen Theilung hauptsächlich nur durch den Umstand, dass die dabei entstehenden zwei Organismen von verschiedener Grösse sind, und ferner darin, dass die Ablösung des kleineren von dem grösseren Organismus durch einen Wachsthumsprocess in letzterem eingeleitet wird, so dass der älterlichen Form bei Ablösung der Knospe kein wesentlicher Theil entzogen wird. Diese Vermehrungsart findet sich bei den Infusorien, Acineten u. s. w. Eine interessante Abweichung von derselben ist die innere Knospung bei zahlreichen Acineten, wo ein Theil des inneren Protoplasmas nebst einem Theil des Kernes sich absondert, um ein neues Individuum zu bilden. Dieser Knospungsprocess hängt aber durch eine Reihe von Uebergängen mit der normalen äusseren Knospung zusammen. Die durch Knospung entstandenen Organismen sind aber bei ihrer Geburt nicht immer den Aeltern gleich, so z. B. eben bei den Acineten.

Sowohl Theilung als Knospung führen, wenn sie unvollständig vor sich gehen, zur Bildung von Colonien.

Die dritte Fortpflanzungsweise, durch Sporenbildung, weicht nicht wesentlich von derjenigen durch vielfältige Theilung ab. Sie besteht nämlich in dem Zerfall eines Organismus in eine (gewöhnlich sehr beträchtliche) Anzahl von Theilen, deren jeder sich schliesslich zu einem der älterlichen Form gleichen Organismus entwickelt. Alle Uebergänge zwischen einem plötzlichen Zerfall des Organismus in solche Sporen und der einfachen multipeln Theilung lassen sich anführen, allein doch kann man diesen Fortpflanzungsprocess manchmal von demjenigen durch solche Theilung vermöge der Thatsache unterscheiden, dass beide Processe bei einer einzelnen Form neben einander vorkommen können, so z. B. bei der mit doppelter Geissel versehenen Monade von Drysdale und Dallinger. In der Mehrzahl der Fälle unterscheiden sich die entstandenen Sporen von dem älterlichen Organismus nicht blos hinsichtlich ihrer Grösse, sondern auch

noch in andern Punkten, wie z. B. im Besitze einer Geissel u. s. w. Sie können sogar eines Kernes entbehren, während der älterliche Organismus kernhaltig ist, wie bei den Gregarinen.

Die Einkapselung, welche in vielen Fällen der Fortpflanzung durch einen der genannten Processe, ganz besonders derjenigen durch Sporenbildung vorausgeht, ist doch nicht eine wesentliche Bedingung für ihr Vorkommen und stellt wahrscheinlicher Weise ursprünglich eine Einrichtung zum Schutze dar, welche sich erst secundär der Fortpflanzung angepasst und mit derselben in Verbindung gesetzt hat.

Wie bereits dargelegt wurde, kommen alle die obengenannten Fortpflanzungsarten bei einigen Protozoen ohne einen vorhergehenden Process vor, welcher irgendwie geschlechtlicher Natur wäre; allein sehr oft werden sie durch die zeitweilige oder dauernde Verschmelzung zweier oder mehrerer Individuen eingeleitet, welche Verschmelzung eben unter dem Namen der Conjugation bekannt ist.

In den meisten Fällen ist die Fortpflanzung durch Sporen die Folge einer Conjugation, allein bei den Infusorien u. s. w., wo die Verschmelzung bei der Conjugation nur vorübergehend stattfindet (mit Ausnahme von *Vorticella*), tritt wahrscheinlich nur eine erneute Thätigkeit, gewissermaassen eine Verjüngung ein, welche wohl ihrerseits die Veranlassung zu einer activen Spaltung oder Knospung bildet. Bei den *Gregarinidae* folgt die Fortpflanzung durch Sporen in der Regel auf eine Conjugation; allein sie kann ebensogut auch ohne dieselbe stattfinden. Bei manchen Flagellaten tritt die Fortpflanzung durch Sporen nach der Conjugation zweier Individuen auf verschiedenen Entwicklungszuständen ein. So verschmilzt z. B. bei der springenden Monade, welche Drysdale und Dallinger beschrieben haben, eine durch die Theilung einer Monade in amoeboidem Zustand erzeugte Form mit einer gewöhnlichen Monade, um ein Individuum hervorzubringen, welches dann in zahlreiche Sporen zerfällt. Ein anderes Beispiel der Verschmelzung ungleicher Individuen liefert uns *Vorticella*, wo ein freischwimmendes Individuum sich mit einem festsitzenden vereinigt und dauernd mit ihm verbunden bleibt (Engelmann, Bütschli). Häufig besteht auch die Conjugation in einer Verschmelzung von mehr als zwei Individuen. Bei der Form derselben, wo die Verschmelzung eine dauernde ist, vereinigen sich die Kerne der conjugirten Individuen gewöhnlich noch bevor das Product in einzelne Sporen zerfällt, und wo eine zeitweilige Verschmelzung bei Infusorien stattfindet, da tritt auch gewöhnlich eine Theilung der Nebenkerne und oft auch der Kerne ein, worauf dann die Ausstossung von Theilen derselben und eine Wiedererzeugung neuer Nebenkerne und Kerne aus dem Reste der ursprünglichen Gebilde erfolgt.

Um nun die Bedeutung der Conjugation im Zusammenhang mit der Fortpflanzung richtig zu verstehen, ist es sehr wichtig, dass man sich klar mache, in welchem Verhältnisse beide Processe von Anfang an zu einander standen. Für die Beantwortung dieser Frage erscheint die Thatsache von grosser Wichtigkeit, dass zahlreiche Protozoen die Fähigkeit besitzen, zeitweilig oder dauernd mit einander zu ver-

schmelzen, ohne dass unmittelbar darauf ein Act der Fortpflanzung folgte. Ein gutes Beispiel solcher Verschmelzung liefert uns *Actinophrys*. Wir müssen in der That annehmen, dass die einfache Verwachsung zweier oder mehrerer Individuen den daraus hervorgehenden Erzeugnissen einen genügenden Betrag an überschüssiger Kraft gibt, um die ganze Species für den auf diese Weise entstehenden Verlust in der Zahl der Individuen zu entschädigen. Diese aussergewöhnliche Kraft zeigt sich wahrscheinlich ganz besonders in der gesteigerten Thätigkeit bei der Fortpflanzung, bis schliesslich beide Processe, d. h. derjenige der Conjugation und der der Fortpflanzung sich untrennbar mit einander verbinden.

Die Fortpflanzung der über den Protozoen stehenden Formen, welche sämmtlich als Metazoen[1]) zusammengefasst werden, findet nach zwei verschiedenen Methoden statt, nämlich auf geschlechtliche und auf ungeschlechtliche Weise. Der geschlechtliche Process, welcher bei jedem irgend bekannten Metazoon vorkommt, besteht im wesentlichen, wie im zweiten Capitel dieses Werkes gezeigt werden wird, in der Verschmelzung zweier Zellen, nämlich der weiblichen Zelle oder des Eies und der männlichen Zelle oder des Spermatozoons, und aus der darauf folgenden Theilung der so entstandenen zusammengesetzten Zelle in eine Anzahl von Theilen, welche sich dann zu einem dem einen oder andern der Erzeuger gleichenden Organismus aufbauen. Der geschlechtliche Process hat demnach offenbar auf den ersten Blick eine sehr grosse Aehnlichkeit mit dem Conjugationsprocess. Da es nun aber eine Sache von fundamentaler Bedeutung ist, zu bestimmen, wie die geschlechtliche Fortpflanzung entstand, so erscheint es nothwendig, hier zu untersuchen, inwiefern diese scheinbare Aehnlichkeit eine wirkliche ist und inwiefern die geschlechtliche Fortpflanzung sich etwa von derjenigen Fortpflanzung ableiten lässt, welche nach der Conjugation eintritt.

Ungeachtet der allgemeinen Aehnlichkeit zwischen diesen beiden Processen besteht doch ein grosses Hinderniss für die Vergleichung derselben darin, dass das Resultat der Conjugation gewöhnlich ein Zerfallen des durch die Verschmelzung zweier anderer Individuen entstandenen Wesens in eine Anzahl neuer Organismen ist, während das Resultat der Verschmelzung, welche bei der geschlechtlichen Fortpflanzung stattfindet, stets die Bildung eines einzelnen neuen Organismus ist. Dieser Unterschied zwischen den beiden Processen ist jedoch, so gross er auch sein mag, vielleicht mehr scheinbar als wirklich. Man muss dabei bedenken, dass ein einzelnes Individuum eines Metazoons gleichwerthig ist einer ganzen Anzahl von Protozoen, welche sich vereinigt haben, um einen einzigen Organismus auf einem höhern Zustand der Aggregation darzustellen. Daraus folgt, dass die Furchung des Eies, welche nach dem geschlechtlichen Acte eintritt, sich sehr wohl mit dem Zerfalle des Conjugationsproductes ver-

[1]) *Dicyema* scheint, wenn es überhaupt ein wirkliches Metazoon ist, die einzige Ausnahme von dieser Regel zu bilden.

gleichen lässt, wobei dann der Unterschied zwischen diesen beiden Processen blos darin zu suchen wäre, dass in dem einen Falle die Sporen sich von einander trennen und jede einzelne einen unabhängigen Organismus entstehen lässt, während sie im andern Falle vereinigt bleiben und einem einzigen zusammengesetzten Organismus den Ursprung geben.

Wenn die oben angestellten Betrachtungen wohl begründet sind, so erscheint es zulässig, die allgemein verbreitete Ansicht anzunehmen, nach welcher die geschlechtliche Fortpflanzung von der Conjugation abstammt. Wir müssen dabei freilich die Annahme machen, dass in einer Colonie von Protozoen, welche in der Umbildung zu einem Metazoon begriffen ist, die Fähigkeit der Fortpflanzung durch Sporen sich auf einzelne bestimmte Zellen localisirt habe, und wenn auch die Bildung von Sporen aus diesen Zellen ohne vorhergehende Conjugation möglich gewesen sein mag, so muss sich denn doch allmählich die letztere als allgemeine Regel festgesetzt haben. Die Differenzirung von ursprünglich einander ähnlichen, sich conjugirenden Zellen in männliche und weibliche Zellen hat wahrscheinlicherweise sehr früh stattgefunden, weil nämlich Andeutungen einer analogen Differenzirung, wie bereits erwähnt wurde, schon bei gewissen heute lebenden Protozoen (den Monaden, Vorticellen u. s. w.) zu finden sind. Ich habe im zweiten Capitel zu zeigen versucht, dass der Zerfall der einzelnen Zelle in Sporen ohne vorhergehende Conjugation vielleicht durch die Ausstossung der sogenannten „Richtungskörperchen" verhütet wird.

Mit der Differenzirung specieller Keimzellen, welche bei dem Acte der Conjugation die Rolle des ganzen Individuums zu übernehmen hatten, war denn auch die Möglichkeit gegeben, dass jeder Conjugationsact zur Erzeugung nur eines einzigen Organismus führte. Keimzellen lassen sich in unbeschränkter Anzahl erzeugen und die Fortpflanzungsfähigkeit eines einzelnen Individuums ist daher in der That unbeschränkt, während, wenn sich zwei ganze Individuen conjugirten und aus diesem Processe nur e i n e s hervorging, das Resultat natürlich eine Verminderung statt eine Vermehrung der betreffenden Art darstellte [1]).

[1]) Im Pflanzenreiche gibt es zahlreiche Gruppen von Thallophyten, welche ein bedeutungsvolles Licht auf das Verhältniss zwischen geschlechtlicher Fortpflanzung und Conjugation zu werfen im stande sind. Ich führe hier nur einige der schlagendsten Fälle an. Bei *Pandorina* theilen sich zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung diejenigen Zellen, welche eine Colonie darstellen, eine jede in sechzehn, und die Producte ihrer Theilung gelangen ins Freie. Dann conjugiren sie sich paarweise und verschmelzen auf die Dauer. Nach Ablauf eines Ruhestadiums befreit sich das Protoplasma aus seiner Hülle, nachdem es sich erst in zwei oder vier Theile getheilt hat. Jeder von diesen zerfällt dann wieder in sechzehn zusammenhängende Zellen und stellt so eine neue *Pandorina*-Colonie dar. Bei *Oedogonium* wird die Befruchtung durch ein Spermatozoon bewirkt, das sich mit einer Oosphäre (einem Ei) vereinigt. Die befruchtete Oosphäre (oder Oospore) erleidet dann eine Furchung ganz wie das Ei eines Thieres; allein statt dass sich nun die Segmente vereinigten und einen einzelnen Organismus bildeten, trennen sie sich von einander und jedes derselben gibt einem neuen Individuum (einer Schwärmspore) den Ursprung, welches später zu einem vollkommenen *Oedogonium*

Es muss freilich zugestanden werden, dass wir bei dem gegenwärtigen Zustande unserer Kenntniss den Uebergang von der auf die Conjugation folgenden Fortpflanzung durch Sporen zu der wahren geschlechtlichen Fortpflanzung nur auf sehr speculative Weise ermitteln können und dass ein weiterer Fortschritt unsers Wissens vielleicht zeigen wird, dass diejenigen Zwischenstufen, welche ich anzudeuten versucht habe, weit entfernt sind, den wahren Ursprung der geschlechtlichen Differenzirung darzustellen. Im Zusammenhang damit möge auch noch die eigenthümliche Conjugation und Verschmelzung zweier Individuen erwähnt werden, welche stattfindet, um ein *Diplozoon paradoxum* zu bilden. Diese Verschmelzung führt einfach dazu, dass die beiden sich conjugirenden Individuen den geschlechtlichen Reifezustand erreichen. Es ist mir nicht wahrscheinlich, dass diese Conjugation auf irgend welche Weise mit der Conjugation der Protozoen zusammenhänge, allein immerhin muss man auch das Gegentheil davon als Möglichkeit im Auge behalten.

Es ist nicht leicht zu entscheiden, ob der hermaphroditische oder der diöcische Zustand der primitive ist oder mit andern Worten, ob die beiden sich conjugirenden Zellen, von welchen meiner Annahme zufolge die geschlechtlichen Producte abzuleiten sind, im ersten Anfange von einer oder von zwei Protozoencolonien abstammten. Nach rein a-priorischen Gründen kommt es mir wahrscheinlicher vor, dass sie ursprünglich in einer Colonie gebildet wurden und dass ihre Abstammung von zwei Colonien oder Individuen erst dann ihren Anfang nahm, als das Spermatozoon Beweglichkeit erlangte. Es kann aber nicht bezweifelt werden, dass der diöcische Zustand schon sehr früh auftritt und dass die grosse Mehrzahl der jetzt noch existirenden Fälle von Hermaphroditismus secundärer Natur ist.

Die oben dargelegten Betrachtungen in Bezug auf die männlichen und weiblichen Zellen scheinen anzudeuten, dass sie ursprünglich homodynam, d. h. gleichwerthig waren, — eine Folgerung, welche im ganzen auch durch die Geschichte ihrer Entwicklung unterstützt wird.

Obgleich die Fortpflanzungsarten bei den Metazoen sich in die beiden Classen der geschlechtlichen und der ungeschlechtlichen Fortpflanzung getrennt haben, so findet sich nichtsdestoweniger eine Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, welche vielmehr mit dem geschlechtlichen als mit dem ungeschlechtlichen Modus zusammengestellt werden muss. Ich meine die Parthenogenesis, welche wesentlich in der Entwicklung eines Eies zu einem neuen Individuum ohne vorhergehende Verschmelzung mit einem männlichen Element besteht. Diese Fortpflanzungsart, welche innerhalb des Thierreiches ein sehr

auswächst. Bei *Coleochaete* finden die Befruchtung und die Furchung beinah ebenso statt wie bei *Oedogonium*, aber die Segmente bleiben mit einander vereinigt, bekommen bestimmte Zellwände und stellen einen einzigen Embryo dar. In der That findet also bei *Coleochaete* eine wahre geschlechtliche Fortpflanzung nach dem gewöhnlichen Typus statt. (Siehe S. H. Vines, „On alternation of generation in the Thallophytes“. *Journal of Botany*, Nov. 1879.)

begrenztes Vorkommen hat, indem sie auf die Arthropoden und die Räderthierchen beschränkt ist, stammt unzweifelhaft secundär von der geschlechtlichen Fortpflanzung ab. Die Bedingungen ihres Vorkommens werden im zweiten Capitel discutirt werden.

Es ist bemerkenswerth, dass in gewissen Fällen der Mangel einer Befruchtung zur Erzeugung von Männchen führt (Bienen, eine Schlupfwespe, *Nematus ventricosus* etc.); häufiger jedoch kommt es dann zur ausschliesslichen Erzeugung von Weibchen und sehr häufig begegnet man bei den Arthropoden einer Reihe von aufeinanderfolgenden weiblichen Generationen, welche sämmtlich Eier produciren, die sich parthenogenetisch wieder zu Weibchen entwickeln; schliesslich jedoch entstehen gewöhnlich in directem oder indirectem Zusammenhange mit einer Veränderung in der Nahrung oder der Temperatur oder auch unter andern Bedingungen Eier, welche ohne Befruchtung sowohl Männchen als Weibchen den Ursprung geben.

Die eigentlichen ungeschlechtlichen Fortpflanzungsarten bei den Metazoen bestehen in Theilung und Knospung. Die Knospung ist bei weitem der am meisten verbreitete Modus unter diesen beiden. So verschiedentlich auch die Mittel und Wege sind, welche dieselbe einschlägt, so scheint es nichtsdestoweniger, dass stets Zellen, welche von allen Keimblättern und sehr häufig auch sogar von allen wichtigen Organen des erwachsenen Thieres abstammen, zur Bildung der Knospe beitragen. Es ist jedoch nicht meine Absicht, hier in die Einzelheiten dieses Processes einzugehen, welcher noch in zahlreichen Punkten genauere Aufklärung erfordert.

Die Knospung stellt ein bei weitem häufigeres Vorkommniss bei den einfacheren als bei den höher organisirten Thieren dar. Sie scheint speciell zu der geschlechtlichen Fortpflanzungsart in einer grösseren Zahl verschiedener Fälle ganz unabhängig hinzugefügt worden zu sein.

Während es nun keinerlei Schwierigkeit bereitet, zu verstehen, wie die Knospung bei so einfachen Typen wie den Coelenteraten zu stande gekommen sein mag, ist anderseits die Art und Weise, auf welche sie bei gewissen hochorganisirten Formen, wie z. B. bei den Ascidien entstanden ist, noch ziemlich unklar; allein es ist einigermaassen wahrscheinlich, dass sie mit der Theilung des sich entwickelnden Keimes in zwei oder mehrere Embryonen auf einem sehr frühen Wachsthumsstadium begonnen hat.

Eine solche Theilung des Keimes kommt, wie durch Kleinenberg nachgewiesen wurde, normaler Weise bei *Lumbricus trapezoides* vor [1]), und Haeckel hat gezeigt, dass eine künstliche Theilung des Keimes bei den Siphonophoren zur Entwicklung zweier Individuen führt. Sodann ist durch verschiedene Naturforscher nachgewiesen worden, dass die Entstehung doppelter Missgeburten häufig eine aus derselben Quelle entspringende Erscheinung ist. Während es nun nahezu un-

[1]) Das Verhalten von *Pyrosoma*, welches im Zusammenhang hiemit angeführt werden könnte, ist wahrscheinlich secundärer Natur.

möglich ist, sich vorzustellen, wie die Erzeugung einer Knospe zum erstenmal bei den Erwachsenen von hochorganisirten Formen beginnen könnte, erscheint es keineswegs schwierig, sich ein Bild von den verschiedenen Zwischenstufen zu machen, vermittelst welcher die Spaltung eines Keimes allmählich bis zu der Ausbildung von Knospen im erwachsenen Zustande führen könnte.

Das Zusammenvorkommen geschlechtlicher Fortpflanzung mit normaler ungeschlechtlicher Fortpflanzung oder mit Parthenogenesis hat zu einer bemerkenswerthen Erscheinung im Thierreich geführt, welche unter dem Namen des Generationswechsels bekannt ist [1]).

Bezüglich der Einzelheiten der verschiedenen Typen des Generationswechsels und ihres Ursprungs muss ich den Leser auf den speciellen Theil dieses Werkes verweisen, allein einige wenige allgemeine Bemerkungen über die Natur und den Ursprung dieses Processes und seine Nomenclatur mögen hier passender Weise ihren Platz finden. Die einfachsten Fälle sind diejenigen, in welchen ein Individuum, das sich durch geschlechtliche Mittel fortpflanzt, ungeschlechtlichen und von ihm verschieden organisirten Individuen den Ursprung gibt, welche ihrerseits durch Knospung die ursprüngliche geschlechtliche Form erzeugen und so den Cyklus abschliessen. Beispiele dieser Art liefern uns die Hydrozoen, Anneliden und Tunicaten. Bei den Tunicaten *(Doliolum)* können sich zwei verschiedene ungeschlechtliche Generationen zwischen die geschlechtlichen Generationen einschieben. In allen diesen Fällen ist die Entstehung der Erscheinung ziemlich leicht verständlich. Es scheint, wie sich dies am deutlichsten bei den Anneliden zeigt, dass die Vorfahren der Species, welche jetzt Generationswechsel zeigen, sich ursprünglich zu gleicher Zeit sowohl auf geschlechtlichem Wege als durch Knospung vermehrten, obgleich die beiden Fortpflanzungsarten wahrscheinlich nicht zu einer und derselben Jahreszeit neben einander vorkamen. Allmählich setzte sich eine gewisse Differenzirung fest, durch welche die geschlechtliche Fortpflanzung sich auf einzelne Individuen beschränkte, die sich in den meisten Fällen nicht zugleich ungeschlechtlich vermehrten. Nachdem sich einmal die beiden Fortpflanzungsarten auf gesonderte Individuen vertheilt hatten, brachte dann die Verschiedenheit in der Lebensweise derselben, welche durch ihre abweichenden Functionen bedingt war, auch eine Verschiedenheit in ihrer Organisation zu stande, und so kam ein vollständiger Wechsel der Generationen zur Ausbildung. Die eben gegebene Darstellung ist keineswegs eine rein speculative Geschichte, da wir sämmtliche Uebergänge zwischen vollkommenem Generationswechsel einerseits und einfacher Knospung verbunden mit geschlechtlicher Fortpflanzung anderseits bei gegenwärtig lebenden Formen nachweisen können.

[1]) Eine ausgezeichnete Darstellung dieses Gegenstandes findet man in ALLEN THOMSON's Artikel „Ovum" in TODD's *„Cyclopaedia"*. Die Metamorphose der Echinodermen, welche in THOMSON's Artikel mit unter diese Gruppe gerechnet wurde, stellt jedoch, wie wir jetzt wissen, nicht einen Fall von eigentlichem Generationswechsel dar.

Der Generationswechsel, den man bei den entoparasitischen Trematoden und Cestoden findet, muss auf etwas anderem Wege erklärt werden.

Es scheint, dass bei diesen parasitischen Formen eine complicirte Metamorphose zuerst durch den Umstand bedingt wurde, dass sich der Parasit den verschiedenen Wohnthieren anpassen musste, welche er infolge des häufig eintretenden Falles, dass sein erstes und die folgenden Wohnthiere von andern verzehrt wurden, zu bewohnen genöthigt war [1]). Nun erst scheint die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung — offenbar ein ausserordentlicher Vortheil für einen Parasiten — auf einigen der Stadien dieser Metamorphose erworben worden zu sein und so ein Generationswechsel sich festgesetzt zu haben.

Eine nahezu parallele Reihe zu derjenigen, welche einen Wechsel von geschlechtlichen mit durch Knospung sich vermehrenden Generationen darbietet, liefern uns diejenigen Fälle, wo geschlechtliche Generationen mit parthenogenetischen Generationen oder in manchen Fällen sogar mit Larven abwechseln, welche sich auf geschlechtliche Weise oder auch parthenogenetisch fortpflanzen.

Die bestbekannten Beispiele dieser Art des Generationswechsels findet man unter den Insecten [2]). Ein einfacher Fall ist derjenige der Blattläuse. Die von befruchteten Weibchen abgelegten Eier geben Formen den Ursprung, welche von den Aeltern abweichend organisirt, aber doch mit einem Eierstocke ausgestattet sind [3]). Die aus diesem Eierstock stammenden Eier entwickeln sich nun parthenogenetisch innerhalb des Eileiters, und so lange Ueberfluss an Nahrung und Wärme vorhanden ist, sind die so erzeugten Generationen stets parthenogenetische Formen. Der Mangel an Wärme und Nahrung dagegen veranlasst dann die Entstehung wahrer Männchen und Weibchen, und so kommt der Cyklus zum Abschluss. Wir müssen wohl annehmen, dass die so manchen weiblichen Insecten zukommende Fähigkeit, Eier abzulegen, welche sich ohne den Einfluss des männlichen Elementes zu entwickeln vermögen, gleichsam von der natürlichen Zuchtwahl ausgenützt worden ist und dadurch zur Entstehung viviparer parthenogenetischer Formen geführt hat, durch welche, so lange die Nahrung reichlich vorhanden ist, eine offenbare Oekonomie bei der Fortpflanzung erreicht wird. Die Fortdauer der Species während des Winters dagegen wird durch Erzeugung von Männchen und Weibchen gesichert, worauf die Weibchen im Herbste Eier legen, welche erst im Frühjahr ausschlüpfen.

[1]) Das Auftreten der Wirbelthiere auf der Erdoberfläche, also von Formen, welche sich am häufigsten von wirbellosen Thieren nähren und selbst nicht so leicht verzehrt werden konnten, hat ohne Zweifel einen grossen Einfluss auf die Metamorphose der innern Parasiten ausgeübt und unter andern Dingen auch dazu geführt, dass diese Parasiten in der Regel ihren geschlechtlichen Zustand in einem vertebraten Wohnthiere erreichen.

[2]) Bezüglich der Details verweise ich auf das Capitel über die Insecten.

[3]) Der Unterschied, welchen Huxley zwischen *Ova* und *Pseudova* aufstellt, scheint mir praktisch nicht sehr passend zu sein.

Bei *Chermes* findet eine geringere Modification des ursprünglichen Verhältnisses statt, insofern als die parthenogenetischen Generationen ihre Eier gleich den befruchteten Weibchen ablegen. Bei den Gallwespen *(Cynipidae)* findet häufig ein Generationswechsel von derselben Art wie bei *Chermes* statt; auch hier gibt es keine viviparen Formen. Die Individuen der verschiedenen Generationen weichen in allen diesen Fällen bis zu einem erheblichen Grade von einander ab.

Einen zweiten Typus des Wechsels parthenogenetischer und geschlechtlicher Generationen sehen wir durch *Chironomus* und *Cecidomyia* vertreten, wo die Larven, welche sich aus den Eiern der befruchteten Weibchen entwickeln, auf parthenogenetischem Wege vermittelst wahrer Eier neue Formen erzeugen, die endlich nach mehreren Generationen *(Cecidomyia)* von Larvenfortpflanzung wieder geschlechtlichen Formen den Ursprung geben. Die Erklärung ist hier praktisch genau dieselbe wie bei den Blattläusen und ihr steht auch in der gemmiparen Reihe die Erzeugung von Knospen in den Larvenformen von Trematoden u. s. w. gegenüber. Eine ganz ähnliche Erscheinung kommt bei *Ascaris nigrovenosa* vor (s. das Capitel über Nematoden), nur mit dem Unterschiede, dass die Larvenformen, welche die Fortpflanzung besorgen und dann absterben, ohne sich weiter zu entwickeln, dies hier durch einen wahren geschlechtlichen Process ausführen. So haben wir denn also einen Wechsel von Generationen erwachsener und im Larvenzustande befindlicher geschlechtlicher Formen. Der Axolotl ist ein gelegentlich auftretendes Beispiel derselben Erscheinung.

Wie man schon aus der Art und Weise schliessen konnte, in welcher der Generationswechsel sich ausgebildet hat, kommen unvollständige Annäherungen an denselben gar nicht selten vor. Solche Annäherungen findet man ganz besonders bei den Arthropoden, wo sehr häufig Abwechslung von geschlechtlichen und parthenogenetischen Generationen stattfindet, wobei jedoch die Individuen der verschiedenen Generationen ähnlich organisirt sind (*Psychidae, Apus* u. s. w.). Eine andere Annäherung stellen uns die parthenogenetischen Wintereier von *Leptodora* unter den Phyllopoden dar, welche Nauplius-Larven aus sich hervorgehen lassen, während die aus den Sommereiern ausschlüpfenden Jungen keine Metamorphose durchzumachen haben. Zahlreiche Uebergangsfälle beobachtet man ferner bei denjenigen Formen, bei welchen ein Wechsel von geschlechtlichen und gemmiparen Generationen stattfindet.

Die Gesammtheit der Erscheinungen, auf welche in diesem Abschnitte hingewiesen wurde, lässt sich passender Weise unter dem Ausdrucke Generationswechsel zusammenfassen; allein die Fälle von Abwechslung zweier geschlechtlicher Generationen und von geschlechtlichen und parthenogenetischen Generationen werden von LEUCKART, CLAUS und Andern als Fälle von Heterogenie unterschieden, welche sie den übrigen Formen des Generationswechsels entgegensetzen. Wenn man einmal besondere Bezeichnungen für diese beiden

Arten des Generationswechsels einführen will, so möchte es wohl am passendsten sein, die Fälle des Wechsels geschlechtlicher und gemmiparer Generationen unter dem Namen Metagenesis zusammenzufassen und den Ausdruck Heterogenie für die Fälle des Wechsels geschlechtlicher und parthenogenetischer Generationen zu verwenden.

Der Ausdruck Amme, den man für die ungeschlechtlichen Generationen bei der Metagenesis eingeführt hat, dürfte am besten ganz aufgegeben werden.

I. CAPITEL.

EI UND SAMENZELLE.

DAS EI.

Die vollständige Entwicklungsgeschichte jedes lebenden Wesens stellt einen Cyklus dar. Es ist daher durchaus zulässig, die Behandlung seiner Geschichte an jedem beliebigen Punkte zu beginnen. Aus Zweckmässigkeitsgründen scheint das Ei den passendsten Ausgangspunkt zu bilden. Die Frage bezüglich der Keimschicht, von welcher dasselbe in letzter Linie abstammt, wird in einem spätern Theile dieses Werkes behandelt werden. Das gegenwärtige Capitel befasst sich nur mit seiner Entstehung und seinem Wachsthum.

ALLGEMEINE GESCHICHTE DES EIES.

Jedes junge Ei (Fig. 1) hat den Charakter einer einfachen Zelle. Es wird von einer Masse nackten Protoplasmas *(a)* gebildet, das in seinem Innern einen Kern *(b)* enthält, innerhalb dessen noch ein Kernkörperchen oder Nucleolus *(c)* sich befindet. Der Nucleus und der Nucleolus werden gewöhnlich als Keimbläschen und Keimfleck bezeichnet.

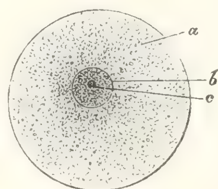


Fig. 1. Durchschnitt durch das Ei. (Aus GEGENBAUR.)
a. körniges Protoplasma. *b.* Kern (Keimbläschen). *c.* Kernkörperchen (Keimfleck).

Das so beschaffene Ei hat sich ausgebildet entweder 1) aus einer Zelle unter einem ganzen Haufen oder einer Schicht von Zellen, welche alle die Fähigkeit haben, zu Eiern zu werden, oder 2) aus einer Zelle unter einer Anzahl von Zellen, die sich von einer kernhaltigen Protoplasmamasse abgespalten haben, welche nicht in gesonderte Zellen zerfällt. In beiden Fällen können wir diejenigen Zellen, welche die Fähigkeit der Ausbildung zu Eiern besitzen, als **Keimzellen** bezeichnen, und in dem Falle, wo die Eier in letzter Linie von einer kernhaltigen Protoplasmamasse abstammen, kann das letztere Gebilde als **Keimkörper** benannt werden.

Häufig geht die gesammte Masse der Keimzellen schliesslich in Eier über, allein der Regel nach hat doch nur ein kleiner Theil derselben dieses Schicksal, während die übrigen verschiedenartige Veränderungen erleiden, welche im Folgenden beschrieben werden sollen.

Ausgedehnte Untersuchungen haben gezeigt, dass die Unterscheidung zwischen Keimzellen, welche von Anfang an unabhängige Zellen sind, und solchen, welche von einem Keimkörper abstammen, dessen kernhaltiges Protoplasma nicht in einzelne Zellen zerfällt, ganz unwesentlich ist, und in der That können auch sehr nah verwandte Formen in dieser Hinsicht von einander abweichen. Ausserdem ist es wahrscheinlich, dass ein Keimkörper von kernhaltigem Protoplasma weniger verbreitet ist, als man oft annimmt, indem es nämlich seine grossen Schwierigkeiten hat, die Structur der gewöhnlich unter diesem Namen beschriebenen Organe genau kennen zu lernen. Ein Keimkörper ist nachgewiesen bei den meisten Platyelminthen, Nematoiden, Discophoren, Insecten und Crustaceen.

Eine wichtigere Unterscheidung bezüglich des Ursprungs der Keimzellen bietet sich durch ihre Lage. In dieser Hinsicht lassen sich drei Gruppen aufstellen: 1) die Keimzellen können die Auskleidung eines Sackes oder einer Röhre bilden, wobei sie die Form eines Syncytiums oder eines aus gesonderten Zellen bestehenden Epithels besitzen (Platyelminthen, Mollusken, Rotiferen, Echinodermen, Nematoiden, Arthropoden). 2) Oder sie können einen specialisirten Theil des die allgemeine Leibeshöhle auskleidenden Epithels bilden (Chaetopoden, Gephyreen, Vertebraten). 3) Oder sie können eine Masse darstellen, welche zwischen die beiden einander im übrigen unmittelbar berührenden primitiven Keimblätter eingelagert ist (Coelenteraten)[1].

Uebergangsformen zwischen der ersten und der zweiten Gruppe sind gar nicht selten. Viele solche Typen, welche durchaus zu der zweiten Gruppe zu rechnen sind, entstehen einfach dadurch, dass sich ein besondrer membranöser Sack, der mit dem Eileiter zusammenhängt, rings um den ursprünglich frei daliegenden Haufen von Keimzellen herumbildet. Beispiele hievon liefern uns die Discophoren, die Teleostier u. s. w. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass sämmtliche Fälle, die zu der ersten Abtheilung gehören, von Typen abstammen mögen, welche ursprünglich in die zweite Gruppe fielen.

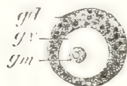


Fig. 2. Ei von *Carmarina (Geryonia) hastata*. (Copie nach HAECKEL.) *gd*. Dottermasse. *gv*. Keimbläschen. *gm*. Keimfleck.

Der Umbildungsvorgang der Keimzellen in Eier ist ziemlich verschiedenartig. Bevor diese Veränderung Platz greift, vermehren sich die Keimzellen häufig durch Theilung. Die Veränderung selbst bedingt in der Regel eine ansehnliche Vergrösserung der Keimzellen und ziemlich allgemein einen Wechsel im Charakter des Keimbläschens, das in den meisten jungen Eiern (Fig. 2) sehr

[1]) Bei allen Metazoen haben die Keimorgane ihre Lage zwischen den primitiven Keimblättern und die Besonderheit ihrer Lage bei den Coelenteraten hängt nur von dem Mangel einer Leibeshöhle und eines besondern Mesoblasts ab.

gross ist, verglichen mit der Masse des Eies. Die complicirteste Geschichte dieser Art findet sich bei dem Ei der Craniata (s. Seite 52 ff.).

Das Ei ist in seinem jugendlichen Zustande offenbar nichts weiter als eine einfache Zelle, und in diesem Zustande verbleibt es bis zu der Zeit, wo es seine Reife erreicht.

Nichtsdestoweniger sind die Veränderungen, welche es im Laufe seines Wachsthums erleidet, sehr eigenthümlicher Art, und da sie in vielen Fällen mit der Absorption anderer Zellen verbunden sind, so haben sie viele Forscher zu der Ansicht geführt, dass das Ei ein zusammengesetztes Gebilde darstelle. Es erscheint daher nothwendig, die Processe zu betrachten, durch welche das Wachsthum und die Ernährung des Eies bewirkt werden, bevor wir den Bau des Eies zu den verschiedenen Zeiten seiner Geschichte besprechen.

Das Ei wird natürlicherweise gleich jeder andern Zelle durch die ernährenden Flüssigkeiten gespeist, von denen es umgeben ist, und zu diesem Zwecke finden sich mancherlei besondere Vorrichtungen, indem der Eierstock sehr häufig in unmittelbarer Berührung mit Gefässcanälen steht. Allein ausser dieser Ernährungsweise findet sich noch eine andere, deren Einzelheiten im speciellen Theil dieses Capitels angeführt werden sollen und für welche diejenigen Keimzellen dienen, die nicht zu Eiern werden.

Im einfachsten Falle, wie bei zahlreichen Hydrozoen (Fig. 3), werden die Keimzellen, welche sich nicht zu Eiern ausbilden, von dem eigentlichen Ei ziemlich nach Art einer Amoebe aufgenommen und verdaut.

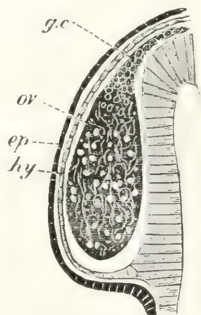


Fig. 3. Weibliches Gonophor von *Tubularia mesembryanthemum*. Dasselbe enthält ein grosses Ei *(ov)* und eine Anzahl von Keimzellen *(gc)*. *ep*. Epiblast (Ektoderm). *hy*. Hypoblast (Endoderm). *ov*. Ei. *gc*. Keimzellen.

In anderen Fällen wird das Ei von einer besondern Zellenschicht umhüllt, welche dann ein Gebilde darstellt, das man als Follikel bezeichnet. Die Zellen, welche den Follikel bilden, sind häufig Keimzellen, wie z. B. bei den Holothurien, Insecten (Fig. 17) und Wirbelthieren (Fig. 19). In anderen Fällen scheinen sie vielmehr dem benachbarten Bindegewebe oder den Epithelzellen anzugehören, obgleich es oft schwierig ist, die Grenze zwischen solchen Zellen und Keimzellen festzusetzen. Beispiele von aus gewöhnlichen Bindegewebszellen gebildeten Follikeln beobachtet man bei *Asterias*, *Bonellia* (Fig. 16), Cephalopoden (Fig. 14) u. s. w.

Eine Membran, welche das Ei einfach ohne eine Auskleidung von Zellen einhüllt, wie z. B. bei zahlreichen Arachniden (s. S. 47), hat keine eigentliche Analogie mit einem Follikel und verdient nicht denselben Namen.

Die Function der Follikelzellen scheint darin zu bestehen, dass

sie die Nährstoffe für das Wachsthum des Eies bereiten. Die Follikelzellen werden keineswegs regelmässig unmittelbar in den Körper des Eies aufgenommen, obgleich sie in manchen Fällen, wie bei *Sepia* (s. S. 38), schliesslich auf diese Weise assimilirt werden.

Bei vielen Formen stellen einige der Keimzellen einen Follikel dar, während die übrigen eine innerhalb des Follikels gelegene Masse bilden, welche dazu bestimmt ist, schliesslich als Nährmaterial Verwendung zu finden. Die Insecten bieten uns die bestbekannten Beispiele hievon dar, allein auch *Piscicola* und *Bonellia* (?) können als Fälle ähnlichen Charakters angeführt werden. Bei den Craniaten (S. 52 ff.) werden einige der Keimzellen, nachdem sie sich bereits eine Strecke weit auf dem Wege zum Zustande wirklicher Eier entwickelt hatten, schliesslich doch noch, und zwar vor der Bildung des Follikels, als Nährmaterial aufgebraucht, während andere Keimzellen zu einer späteren Zeit das Follikelepithel bilden. Ein eigenthümlicher Fall ist derjenige der Platyelminthen (Fig. 9), wo eine Art von Follikel durch die Zellen eines ganz besonders differenzirten Theils des Ovariums dargestellt wird, welchen man als Dotterdrüse bezeichnet. Die Zellen dieses Follikels können entweder gesondert bleiben und das Ei, auch nachdem seine Entwicklung begonnen hat, noch beständig umhüllen und so vom Embryo als Nahrung verzehrt werden, oder sie können Dottertheilchen aussondern, welche unmittelbar in das Protoplasma des Eies eintreten.

Bezüglich fernerer Variationen in der Ernährungsart des Eies verweise ich den Leser auf den speciellen Theil dieses Capitels. Es genüge hier beizufügen, dass keiner der bisher bekannten Ernährungsmodi darauf hinweist, dass das Ei irgendwie zu einem zusammengesetzten Körper wird, so wenig als die Thatsache, dass eine Amoebe eine andere auffrisst, etwa beweisen könnte, dass die erstere Amoebe dadurch aufgehört hätte, ein einzelliger Organismus zu sein.

Der Bau des Eies lässt sich in drei Abschnitten behandeln:

1) Der Körper des Eies.
2) Der Kern oder das Keimbläschen.
3) Die umhüllenden Membranen.

Der Körper des Eies. — Der wesentlichste Bestandtheil der Eimasse ist actives lebendes Protoplasma. In der Regel finden sich ausserdem noch gewisse aussergewöhnliche Stoffe, welche nicht die Lebenseigenschaften des Protoplasmas besitzen. Der wichtigste darunter wird als Nahrungsdotter bezeichnet, welcher allgemein aus einem eiweissartigen Stoffe zu bestehen scheint.

Der Körper des Eies ist anfänglich, verglichen mit dem Keimbläschen, sehr klein, allein er vergrössert sich fortwährend, je weiter das Ei zum reifen Zustande fortschreitet. Anfangs ist es verhältnissmässig frei von Nahrungsdotter, aber mit Ausnahme der seltenen Fälle, wo letzterer vollständig fehlt, lagert sich Nahrungsdotter in Form von Körnchen oder stark lichtbrechenden Kügelchen vermöge der dem Protoplasma während der letzten Stadien der Reife des Eies innewohnenden Thätigkeit in demselben ab. In vielen Fällen nimmt

das Protoplasma des Eies eine schwammige oder netzförmige Anordnung an, indem sich flüssige Dottersubstanz in die Maschen des Netzes ablagert. Der Charakter des Nahrungsdotters wechselt ausserordentlich. Weiter unten sind zahlreiche seiner wesentlichsten Modificationen beschrieben. Nicht selten kommt im Dotter ein eigenthümlicher Körper vor, der als Dotterkern bezeichnet wird und der höchst wahrscheinlicher Weise mit der Bildung des Nahrungsdotters in Zusammenhang steht. Man findet denselben bei vielen Arachniden, Myriapoden, Amphibien u. s. w. [1])

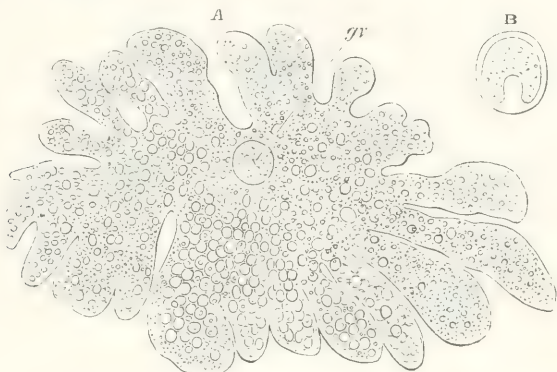


Fig. 4. *A*. Ei der Hydra, im amoeboiden Zustande, mit Dotterkugelchen (Pseudozellen) und Chlorophyllkorperchen. (Nach KLEINENBERG.) *gv*. Keimblaschen. *B*. Einzelne Pseudozelle der Hydra.

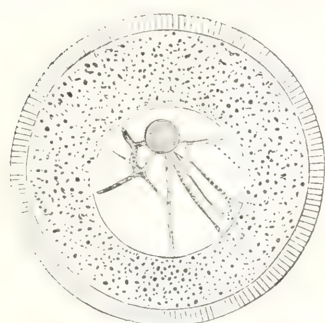
Viel wichtiger als die Verschiedenheiten im Charakter des Nahrungsdotters sind für die spätere Entwicklung seine Menge und seine Vertheilung. In einer grossen Zahl von Formen findet er sich unsymmetrisch gelagert, indem der Dotter vorzugsweise an dem einen Pol des Eies concentrirt ist, während das Keimbläschen, von einer besondern Schicht von Protoplasma, das verhältnissmässig arm an Nahrungsdotter erscheint, umgeben, am gegenüberliegenden Pol seine Lage hat. Bei den Arthropoden zeigt er dagegen in den meisten Fällen eine symmetrische Anordnung. Fernere Einzelheiten über diesen Gegenstand werden im Zusammenhange mit der Dotterfurchung erwähnt werden, deren Charakter in hohem Grade durch die Vertheilung des Nahrungsdotters beeinflusst wird.

Der Körper des Eies ist in der Regel kugelförmig, allein während einer gewissen Zeit seiner Entwicklung zeigt es nicht selten sehr unregelmässige amoeboide Formen, wie z. B. *Hydra* (Fig. 4), *Halisarca*.

Das Keimbläschen. Das Keimbläschen weist alle wesentlichen Charaktere eines Zellkernes auf. Es hat eine mehr oder

[1]) Einzelheiten über den Dotterkern findet man bei BALBIANI, *Leçons s. l. Génération des Vertébrés.* Paris 1879. In diesem Werke stellt der Verfasser verschiedene sehr eigenthümliche Ansichten über die Natur und die Function des Dotterkernes auf, welche mir nicht genügend begründet zu sein scheinen.

weniger kugelförmige Gestalt und wird von einer besondern Membran umhüllt, welche jedoch im lebenden Zustande sehr häufig von zäher, halbflüssiger Natur zu sein scheint, um sich dann erst unter dem Einflusse von Reagentien zu einer Membran zu erhärten (Fol). Der Inhalt des Keimbläschens besteht zum grössten Theil aus Flüssigkeit, kann aber auch zu einem grössern oder geringern Theile Körnchen enthalten. Seine charakteristischsten Bestandtheile sind jedoch ein protoplasmatisches Netzwerk und die Keimflecke[1]). Das protoplasmatische Netzwerk erstreckt sich von den Keimflecken nach der das Ganze umhüllenden Membran hin, erscheint aber ganz besonders rings um die ersteren concentrirt (Fig. 5). Der Keimfleck stellt einen nahezu homogenen Körper dar, in welchem eine oder mehrere Vacuolen liegen. Oft nimmt er eine excentrische Lage innerhalb des Keimbläschens ein und macht sich gewöhnlich durch sein starkes Lichtbrechungsvermögen sehr bemerklich. In vielen Fällen ist gezeigt worden, dass er amoeboider Bewegungen fähig ist (Hertwig, Eimer), und überdies erscheint er fester und färbt er sich auch durch färbende Reagentien stärker als die übrigen Bestandtheile des Keimbläschens.


Fig. 5. Unreifes Ei von *Toxopneustes lividus*. (Copie nach Hertwig.)

In vielen Fällen ist nur ein Keimfleck vorhanden oder dann ein grösserer und zwei oder drei kleinere Nebenkeimflecke. In anderen Fällen, z. B. bei Knochenfischen, bei *Echinaster fallax*, *Eucope polystyla* findet man eine grosse Anzahl nahezu gleich grosser Keimflecke, welche aus der Theilung oder endogenen Vermehrung des ursprünglichen Keimflecks hervorgegangen zu sein scheinen. Manchmal sind diese Keimflecke unmittelbar an die innere Seite der Membran des Keimbläschens angelagert (Elasmobranchier und *Sagitta*). Bei vielen Lamellibranchiaten, beim Regenwurm und bei zahlreichen Chaetopoden zerfallen die Bestandtheile des Keimflecks in zwei nahezu kugelförmige Massen (Fig. 12), welche mit einem kleinen Theile ihres Umfangs unter sich in Berührung bleiben und fest mit einander verbunden sind. Der kleinere dieser beiden Theile besitzt ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen als der grössere. Hertwig hat gezeigt, dass der Keimfleck häufig wie in den eben erwähnten Fällen aus zwei Bestandtheilen zusammengesetzt ist, dass aber das stärker lichtbrechende Material im allgemeinen vollkommen durch die weniger dichte Substanz umschlossen wird. Durch Fol wurde gezeigt, dass der Keimfleck bei einer Species von *Sagitta* fehlt: allein dies muss noch in Zweifel gelassen werden. In jungen Eiern erscheint die relative Grösse des Keimbläschens sehr ansehnlich. Es nimmt im ersten Anfange

[1]) In den Keimbläschen sehr junger Eier fehlt das Netzwerk häufig noch.

eine centrale Lage innerhalb des Eies ein, allein bei der Reife findet man es beinah immer in nächster Nachbarschaft der Oberfläche. Seine Lageveränderung wird in einer grossen Zahl von Fällen noch während des Wachsthums des Eies innerhalb des Ovariums ausgeführt, in andern Fällen aber findet dieselbe nicht eher statt, als bis das Ei abgelegt worden ist.

Sowie das Ei seine Reife erreicht hat, greifen wichtige Veränderungen in der Beschaffenheit des Keimbläschens Platz, welche im nächsten Capitel beschrieben werden sollen.

Die Eimembranen. Eine gewisse Zahl von Eiern stellt, wenn diese zur Befruchtung reif sind, nackte Zellen dar, welche jeglicher Art von schützender Hülle entbehren; in der Regel jedoch wird das Ei von irgend einer Membran umkleidet. Solche Hüllen bieten nun eine grosse Mannichfaltigkeit in ihrem Charakter und Ursprung dar und lassen sich passenderweise (LUDWIG, No. 4) in zwei grosse Gruppen scheiden, nämlich 1) diejenigen, welche von dem Protoplasma des Eies selbst oder von seinem Follikel abstammen und welche man als primäre Eimembranen bezeichnen kann, und 2) diejenigen, welche durch die Wandungen des Eileiters oder sonstwie gebildet werden, wie z. B. die Eischale der Vögel, welche man daher secundäre Eimembranen nennen mag.

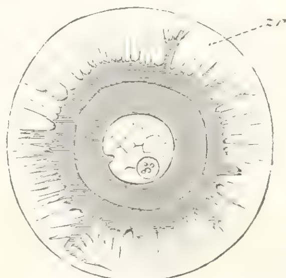


Fig. 6. Ei von *Toxopneustes variegatus* mit pseudopodienartigen Fortsätzen des Protoplasmas, welche die *Zona radiata* (*z.r*) durchdringen. (Nach SELENKA.)

Die primären Eimembranen lassen sich in der Regel in zwei Gruppen bringen (ED. VAN BENEDEN, No. 1), nämlich 1) diejenigen, welche von dem Protoplasma des Eies gebildet werden, auf welche der Name Dottermembranen Anwendung findet, und 2) diejenigen, welche von den Zellen des Follikels gebildet werden und welche wir mit dem Namen Chorion bezeichnen.

Die secundären Eimembranen sollen im Zusammenhange mit dem systematischen Bericht über die Entwicklung der verschiedenen Gruppen behandelt werden. Sie kommen in der Regel neben den primären Membranen vor, obgleich sie bei gewissen Typen (den kopftragenden Mollusken, zahlreichen Platyelminthen u. s. w.) die einzigen schützenden Hüllen des Eies darstellen.

Die Dottermembranen sind entweder einfache structurlose Häutchen oder sie zeigen zahlreiche radiäre Poren. Membranen mit der letzteren Bildung sind sehr weit verbreitet, z. B. bei Echinodermen, Gephyreen, Vertebraten u. s. w. (s. Figg. 5 und 7). Die Function der Poren scheint eine ernährende zu sein. Sie dienen entweder zur Aussendung pseudopodienartiger Fortsätze des Protoplasmas des Eies, wie dies sehr schön bei *Toxopneustes* durch SELENKA gezeigt worden ist (Fig. 6), oder sie nehmen Fortsätze der Follikelepithelzellen auf (?)

(Wirbelthiere). Ihr Vorhandensein wird in der That wahrscheinlicherweise erst durch die Existenz solcher Fortsätze veranlasst, welche eben die continuirliche Ablagerung der Membran verhindern. Der Ausdruck *Zona radiata* wird für durchbohrte Membranen dieser Art verwendet werden. Zwei Dottermembranen, eine durchbohrte und eine homogene, können auch zur selbigen Zeit vorkommen, z. B. bei Sipunculiden, Wirbelthieren (Fig. 7).

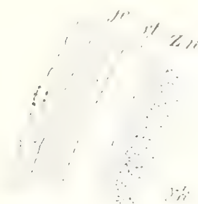


Fig. 7. Schnitt durch einen kleinen Theil der Oberfläche eines Eies von einem unreifen Weibchen von *Scyllium canicula*.
fe. Follikelepithel. *vt.* Dottermembran. *Zn.* Zona radiata. *gk.* Dotter mit protoplasmatischem Netzwerk.

Das Chorion zeigt sich oft mit verschiedenen Fortsätzen u. s. w. verziert. In vielen Fällen bleibt es zweifelhaft, ob eine bestimmte Haut als Chorion oder als Dottermembran zu betrachten ist.

Alle die Häute, welche ein Ei umhüllen, können mit einer besonderen Oeffnung versehen sein, die man als Mikropyle bezeichnet. Eine Mikropyle findet man keineswegs bei der Mehrzahl der Typen und zwischen den verschiedenen so benannten Oeffnungen besteht auch keinerlei Homologie. Die Mikropylen haben zweierlei Functionen, entweder 1) bei der Ernährung des Eies während seiner Entwicklung behilflich zu sein, oder 2) den Eintritt der Spermatozoen zu gestatten. Die beiden Functionen können in vielen Fällen neben einander bestehen. Mikropylen der ersten Classe entwickeln sich an der Befestigungsstelle des Eies auf der Wand des Eierstockes oder auf seinem Follikel. Gute Beispiele dieser Art von Mikropylen findet man bei den Lamellibranchiaten (Fig. 12), Holothurien und zahlreichen Anneliden (*Polynoë* etc.). Die Mikropyle der Lamellibranchiaten (S. 35) dient wahrscheinlich zugleich zum Eintritt der Spermatozoen. Der zweite Typus der Mikropyle findet sich bei vielen Insecten, Knochenfischen u. s. w.

ALLGEMEINE LITERATUR ÜBER DAS EI.

1) Ed. van Beneden. „Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf" etc. *Mém. cour. de l'Acad. roy. des Sciences de Belgique*, Vol. XXXIV. 1870.

2) R. Leuckart. Artikel „Zeugung." R. Wagner's *Handwörterbuch der Physiologie.* Vol. IV. 1853.

3) Fr. Leydig. „Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in der Thierwelt u. n. ihrer Bedeutung." *Oken, Isis.* 1848.

4) Ludwig. „Ueber die Eibildung im Thierreiche." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, Vol. I. 1874[1].

5) Allen Thomson. Artikel „Ovum" in Todd's *Cyclopædia of Anatomy and Physiology*, Vol. V. 1859.

6) W. Waldeyer. *Eierstock u. Ei.* Leipzig, 1870.

[1]) In dieser Abhandlung ist eine sehr vollständige und kritische Uebersicht der einschlagenden Literatur enthalten.

SPECIELLE GESCHICHTE DES EIES BEI VERSCHIEDENEN TYPEN.

COELENTERATEN.

7) Ed. van Beneden. „De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire." *Bull. Acad. roy. Belgique*, 3e série, Vol. XXXVII. 1874.

8) O. und R. Hertwig. *Der Organismus der Medusen.* Jena, 1878.

9) N. Kleinenberg. *Hydra.* Leipzig, 1872.

Bei den Coelenteraten entwickeln sich die Eier in unvollkommen specialisirten Organen, welche in verschiedenen Theilen des Körpers, zumeist aber in dem Raum zwischen dem Epiblast und dem Hypoblast liegen.

Bei Hydra erfährt der Ort, wo die Eier sich ausbilden, erst zu der Zeit eine besondere Entwicklung, wo ein Ei in der Entstehung begriffen ist. An einer oder an mehreren Stellen nehmen die interstitiellen Zellen des Epiblasts an Zahl zu und stellen eine Hervorragung von Keimzellen dar, welche wir als Eierstock bezeichnen können. In diesem Eierstocke bildet sich ein einzelnes Ei durch das vorzugsweise Wachsthum einer Zelle (Kleinenberg, No. 9). In den freien und festsitzenden Gonophoren der Hydrozoen treten die Eier entweder rings an den Wänden des Magens oder der Radiärcanäle oder an andern Theilen des Gastrovascularsystems auf.

Ihre innigen Beziehungen zu den Gastrovascularcanälen werden wahrscheinlicher Weise durch die hiedurch möglich gemachte leichtere Ernährung bedingt (Hertwig, No. 8).

Bei den permanenten Medusenformen zeigen die Eier ähnliche Beziehungen zum Gastrovascularsystem. Bei den Actinozoen entwickeln sich die Eier gewöhnlich zwischen Epiblast und Hypoblast in den Wandungen der Mesenterien des Innenraumes. Bei den Ctenophoren liegen die Eier in nächster Beziehung zu den peripherischen Canälen des Gastrovascularsystems, welche längs der Basis der mit Ruderplättchen besetzten Bänder verlaufen. Innerhalb der Coelenteraten beobachtet man zahlreiche Beispiele von Eiern, welche selbst in ihrem reifen Zustande noch die einfache Beschaffenheit bewahren, die oben als für alle jungen Eier charakteristisch beschrieben wurde, und welche dann auch bei ihrer Ablage absolut keine Spur von Dotterhaut oder von Chorion zeigen. In vielen andern Fällen dagegen, sowohl bei den Medusen als bei den Siphonophoren und Ctenophoren, zeigt das reife Ei einen Gegensatz zwischen zwei Bestandtheilen. Der äussere Theil

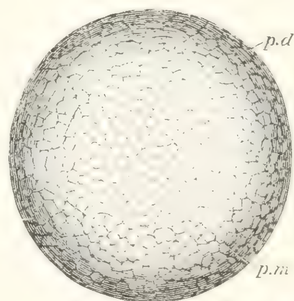


Fig. 8. Reifes Ei von *Epibulia aurantiaca.* Das Keimbläschen ist ohne Reagentien nicht mehr sichtbar. Copie nach Metschnikoff, „Entwicklung der Siphonophoren". *Zeitschrift f. wiss. Zool.*, Vol. XXIV. 1874
p.d. Peripherische Schicht von dichterem Protoplasma. *p.m.* Centralmasse, welche aus protoplasmatischem Maschenwerk besteht.

setzt sich aus einem dichten Protoplasma zusammen, während der innere aus einem Netzwerk oder genauer aus einer schwammigen Protoplasmamasse besteht, welche in ihren Maschen eine mehr flüssige Substanz aufnimmt. (Fig. 8.)

In manchen Fällen wird das Ei, während es immer noch die zuletzt beschriebene Beschaffenheit behält, von einer sehr zarten Membran umhüllt. Solcher Art ist das reife Ei von *Hippopodius gleba* unter den Siphonophoren [1]) und ebenso die Eier von Geryonia unter den permanenten Medusen [2]). Die reifen Eier der Ctenophoren bieten in der Regel auch einen ähnlichen Bau dar [3]). Nach der Ablage findet man die Eier von einer zarten Membran umhüllt, welche durch einen mit Flüssigkeit erfüllten Raum von der Masse des Eies geschieden wird. Die letztere setzt sich aus zwei Schichten zusammen, einer äussern von feinkörnigem Protoplasma und einer innern Schicht, die aus protoplasmatischem, in seinen Maschen unregelmässige Kügelchen enthaltendem Netzwerk besteht. Diese Kügelchen sind, wie Agassiz nachgewiesen hat, fettiger Natur und es ist wahrscheinlich, dass in den meisten Fällen, wo ein protoplasmatisches Netzwerk vorkommt, dieses allein das active Protoplasma darstellt und dass die Substanz, welche seine Maschen erfüllt, als eine Art von Nahrungsdotter oder Deutoplasma zu betrachten ist, obgleich sie doch in manchen Fällen das Vermögen zu besitzen scheint, die festeren Dotterpartikelchen zu assimiliren.

Die Membran, welche das Ei bei vielen Coelenteraten umhüllt, ist wahrscheinlich eine Dottermembran.

Die Eier der Hydrozoen nehmen ihren Ursprung wenigstens bei den meisten Gruppen [4]) aus der tieferen Lage des Epiblasts (Zwischenschicht von Kleinenberg). Die interstitiellen Zellen in der Eierstocksgegend bilden primäre Keimzellen und durch ein Uebermaass der Ernährung überholen einige derselben ihre Genossen und werden zu jungen Eiern. Solche Eier weichen von den soeben beschriebenen vollständig ausgewachsenen Eiern hauptsächlich in dem Punkte ab, dass sie eine verhältnissmässig geringe Menge von Protoplasma rings um ihre Keimbläschen enthalten. Sie wachsen aber zu einem beträchtlichen Umfange auf Kosten derjenigen Keimzellen an, welche sich nicht in Eier umwandeln.

Die Eier zahlreicher Coelenteraten erleiden Veränderungen von complicirterer Art, bevor sie ihre vollkommene Entwicklung erreichen.

[1]) Metschnikoff. *Zeitschrift f. wiss. Zoologie.* Vol. XXIV. 1874.

[2]) Hermann Fol. *Jenaische Zeitschrift*, Vol. VII.

[3]) Kowalevsky. „Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen." *Mémoires de l'Acad. Petersbourg*, 1866. Und Alex. Agassiz. „Embryology of the Ctenophorae." *Amer. Acad. of Science and Arts*, Vol. X. No. 111.

[4]) Die Ansicht von van Beneden, nach welcher die Eier einen endodermalen (hypoblastischen) Ursprung haben, hat sich zum mindesten nur auf gewisse Gruppen beschränkt erwiesen. Die ganze Frage nach der Abstammung der Fortpflanzungsproducte von den Keimblättern bei den Coelenteraten ist immer noch in grosses Dunkel gehüllt.

Von solchen Eiern mag dasjenige der Hydra als Typus herausgegriffen werden. Der Eierstock der Hydra (KLEINENBERG, No. 9) besteht aus eckigen, abgeplatteten Keimzellen, unter denen sich auf den ersten Blick keine von den übrigen unterscheiden lässt. Bei dem weiteren Fortschritte des Wachsthums jedoch tritt eine von den Zellen, welche eine centrale Lage besitzen, vor den übrigen durch ihre bedeutendere Grösse und ihre Keilform hervor. Sie stellt das einzige Ei des Eierstockes dar. Nachdem es eine Vorragung nach aussen gebildet, wächst es bedeutend an Grösse und sendet unregelmässige Fortsätze aus. Das Keimbläschen, welches eine ziemliche Zeit hindurch unverändert geblieben, fängt schliesslich auch an zu wachsen, und der scharf abgegrenzte Keimfleck, den es enthält, verschwindet vollständig, nachdem er eine gewisse Grösse erreicht hatte. Nach dem Verschwinden des Keimflecks tritt in der Mitte des Eies eine Anzahl rundlicher Dotterkörnchen auf.

Die Gestalt des Eies wird nun unregelmässig und neben den Dotterkörnchen kommen darin auch Chlorophyllkörperchen zum Vorschein. Ausserdem entsteht in dem Keimbläschen ein neuer Keimfleck von kreisförmiger Gestalt. Protoplasmatische Fortsätze werden alsdann nach allen Richtungen entsendet, welche dem Ei einen wunderbar amoeboiden Charakter verleihen (Fig. 4). Die amoeboide Form des Eies dient ohne Zweifel dazu, demselben eine grössere Oberfläche zur Aufnahme der Nahrung zu schaffen. Gleichzeitig mit der Annahme dieser amoeboiden Form treten in dem Ei eine grosse Anzahl eigenthümlicher Körperchen auf. Es sind dies Bläschen mit einer dicken Wandung, von welcher eine kugelförmige Vorragung in den mit Flüssigkeit erfüllten Innenraum vorspringt (Fig. 4 B). Diese Körper werden unmittelbar aus dem Protoplasma des Eies gebildet und lassen sich sowohl morphologisch als physiologisch mit den Dotterkügelchen z. B. eines Vogeleies vergleichen. Sie werden von KLEINENBERG Pseudozellen genannt und finden sich mit wenig abweichendem Charakter noch in den Eiern mancher anderer Hydrozoen.

Bei ihrem ersten Auftreten erscheinen sie als kleine sehr stark lichtbrechende Kügelchen; in diesen kommt eine Höhlung zum Vorschein, welche anfänglich central liegt, welche aber schliesslich durch die Bildung einer konischen Vorragung von der Wandung des Bläschens nach einer Seite gedrängt wird.

Nachdem das Wachsthum des Eies vollendet ist, ziehen sich die amoeboiden Fortsätze allmählich wieder zurück und das Ei nimmt eine kugelförmige Gestalt an, wobei es jedoch immer noch von den übrigen Zellen des Eierstockes umhüllt wird. Es ist wichtig, hiebei zu bemerken, dass das Ei der Hydra während seiner ganzen Entwicklung die Charaktere einer einfachen Zelle behält und dass die Pseudozellen und andere Gebilde, welche innerhalb desselben zum Vorschein kommen, nicht von aussen abstammen und nicht den geringsten Anlass dazu geben, dieses Ei als ein aus mehr als einer Zelle zusammengesetztes Gebilde anzusehen.

Die Entwicklung der Eier bei den Tubulariden, welche nach der Annahme zahlreicher Forscher ganz besondere Eigenthümlichkeiten bieten soll, findet doch wesentlich nach demselben Typus statt wie die von Hydra, nur dass das Keimbläschen andauernd sehr klein und schwer zu beobachten bleibt. Die Art der Ernährung des Eies lässt sich sehr instructiv bei diesem Typus studiren. Es ist ein Process wirklicher Fütterung, ganz so wie sich eine Amoebe von andern Organismen ernährt. In der Nachbarschaft eines der grossen Eier des Ovariums kann man eine grössere Anzahl kleiner Keimzellen sehen (Fig. 3). Die Grenze zwischen diesen Zellen und dem Ei ist undeutlich. Unmittelbar am Rande des Eies haben diese Zellen bereits Rückbildungsveränderungen zu erleiden begonnen, während sie in einer geringen Entfernung vom Ei noch ganz normal sind *(g c)*.[1])

PLATYELMINTHEN.

10) P. Hallez. *Contributions à l'Histoire naturelle des Turbellariés.* Lille, 1879.

11) S. Max Schultze. *Beiträge z. Naturgeschichte der Turbellarien.* Greifswald, 1851.

12) C. Th. von Siebold. „Helminthologische Beiträge." *Müller's Archiv.* 1836.

13) C. Th. von Siebold. *Lehrbuch d. vergleich. Anat. d. wirbellosen Thiere.* Berlin, 1848.

14) E. Zeller. „Weitere Beiträge z. Kenntniss der Polystomen." *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVII., 1876.

[Siehe auch Ed. van Beneden (No. 1).]

Diese Gruppe, in welcher ich die Trematoden, die Cestoden, die Turbellarien und Nemertinen zusammenfasse, hat in allen auf die Natur und Zusammensetzung des Eies bezüglichen Streitfragen eine wichtige Rolle gespielt. Die Eigenthümlichkeit in der Entwicklung des Eies bei den meisten Gliedern dieser Gruppe besteht in der Thatsache, dass zwei Organe zur Bildung dessen zusammenwirken, was man gewöhnlich als das Ei zu bezeichnen pflegt. Das eine derselben ist unter dem Namen des Ovariums, das andere unter dem Namen des Vitellariums oder der Dotterdrüse bekannt. Im Folgenden werden wir aber den Ausdruck Ei auf das Product des ersten dieser Organe beschränken. Bei den Trematoden stellt das Ovarium ein unpaariges Organ dar, welches unmittelbar mit einem Eileiter zusammenhängt, in den sich die Ausführungsgänge der paarigen Dotterdrüsen öffnen.

Das Ovarium hat eine sackähnliche Form und besitzt in vielen Fällen ein inneres Lumen *(Polystomum integerrimum)*. Am blinden Ende des Organs befindet sich das Keimgewebe. Dieser Theil ist den Darstellungen der meisten Forscher zufolge aus einer vielkernigen Protoplasmamasse aufgebaut, welche nicht in einzelne Zellen zerfällt. Mag dieselbe nun in der That aus ungetheiltem Protoplasma bestehen oder nicht, jedenfalls ist ganz sicher, dass man etwas weiter unten in dem Organ einzelne Zellen findet, welche sich von der oben befind-

[1]) Die obige Beschreibung der Eier der Tubulariden gründet sich auf Schnitte durch die Gonophoren von *Tubularia mesembryanthemum.* Dr. Kleinenberg theilt mir jedoch mit, dass der Mangel einer scharfen Grenze zwischen den Keimzellen und dem Ei nicht die Regel ist.

lichen Masse abgesondert haben und aus einem grossen Kern nebst Kernkörperchen bestehen, welche von einer zarten Protoplasmaschicht umhüllt werden. Diese Zellen sind die jungen Eier. Sie nehmen in der Regel eine mehr oder weniger eckige Form in Folge gegenseitigen Druckes an und in den Fällen, wo das Ovarium ein Lumen besitzt, stellen sie dann eine Art von epithelialer Auskleidung der Eierstockröhre dar. Sie werden allmählich immer grösser, je weiter sie im Ovarium hinunterrücken, und obgleich in den meisten Fällen nackt, zeigen sie sich doch bei einzelnen Formen *(Polystomum integerrimum)* von einer zarten Dottermembran umhüllt. Schliesslich gelangen die Eier in den Eileiter, und indem sie frei werden, nehmen sie zu gleicher Zeit eine kugelige Form an.

Im Eileiter erhält das Ei sodann ziemlich merkwürdige umhüllende Gebilde, welche von dem als Dotterdrüse bezeichneten Organ herstammen. Die Dotterdrüse besteht aus einer Anzahl kleiner Bläschen, deren jedes mit einem besonderen Ausführungsgang versehen ist, welcher mit dem Hauptausführungsgang der Drüse communicirt. Jedes Bläschen wird durch ein Epithel von Zellen ausgekleidet, die doppelt conturirte Membranen besitzen und Kerne einschliessen.

Wenn die Dotterzellen älter werden, so lagern sich lichtbrechende Körnchen in ihrem Protoplasma ab, welche den Kern entweder vollständig verbergen oder ihn wenigstens nur schwierig erkennen lassen. In der Mehrzahl der Fälle stellen die sämmtlichen die Auskleidung der Bläschen bildenden Zellen das Absonderungsproduct der Dotterdrüse dar. Sie umhüllen das Ei und rings um sie herum bildet sich eine Schale oder eine Membran. In einzelnen Fällen (z. B. *Polystomum integerrimum)* behalten die Dotterzellen ihren zellenartigen Charakter und ihre Lebensfähigkeit, bis der Embryo sich bedeutend entwickelt hat. In anderen Fällen dagegen verlieren sie ihre Membran und den Kern bald nach der Bildung der Eischale und zerfallen zu einer Flüssigkeit, welche nur noch eine Anzahl von Dotterkörnchen enthält. Eine theilweise Desorganisirung der Dotterzellen kann sogar schon stattfinden, bevor sie das Ei umgeben, während sie endlich bei einzelnen Arten von *Distomum* sich schon vollständig auflösen, bevor sie die Dotterdrüse verlassen.

Wir kennen somit eine vollständige Reihe von Uebergängen zwischen der Umhüllung des Eies durch eine Anzahl gesonderter Zellen und Umhüllung desselben durch eine Flüssigkeitsschicht, welche Dotterkörnchen suspendirt enthält. Weder im einen noch im anderen Falle nehmen die umhüllenden Gebilde irgend welchen Antheil am directen Aufbau des Embryos aus dem Ei. Physiologisch gesprochen spielen sie genau dieselbe Rolle wie das Weisse im Hühnerei.

Die Eischale, welche gewöhnlich durch die Absonderung einer besonderen, in den Eileiter sich öffnenden Schalendrüse gebildet wird, bietet eine oder zwei Besonderheiten bei den verschiedenen Arten von Trematoden dar. Bei *Amphistomum subclavatum* besitzt dieselbe an dem einen Ende ein verdicktes Feld, welches von einer engen Mikropyle durchbohrt wird. In anderen Fällen zieht sich das eine Ende der Eischale in

einen langen Fortsatz aus und manchmal sind sogar beide Enden auf diese Weise bewaffnet. Deckelstücke und andere Ausrüstungen findet man gleichfalls bei verschiedenen Formen.

Die Entwicklungsweise des Eies bei den Cestoden ist nahezu dieselbe wie bei den Trematoden.

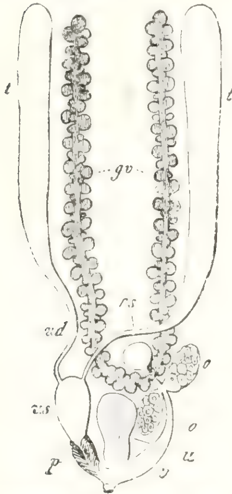


Fig. 9. Fortpflanzungssystem von *Vortex viridis*. (Aus GEGENBAUR, nach MAX SCHULTZE.)
t. Hoden. *v.d.* Vasa deferentia. *v.s.* Samenblase. *p.* Penis. *u.* Uterus. *o.* Ovarium. *v.* Vagina. *g.v.* Dotterdrüsen. *r.s.* Receptaculum seminis.

Das Ei wird von dem gewöhnlichen Absonderungsproduct der Dotterdrüse umhüllt und stets bildet sich dann durch die Ausscheidung einer besonderen Schalendrüse eine Eischale.

Unter den Turbellarien und Nemertinen begegnet man grösseren Variationen in der Anordnung der weiblichen Zeugungsdrüsen als bei den vorher besprochenen Typen. Bei den meisten Rhabdocoelen und den Dendrocoelen des süssen Wassers gleichen diese Organe in ihrem wesentlichen Charakter denjenigen der Trematoden und Cestoden. Es finden sich ein paariges oder ein einfaches Ovarium und eine paarige Dotterdrüse. Die allgemeine Anordnung dieser Organe ist in Fig. 9 dargestellt.

Von dem blinden Ende der Ovarien wird gewöhnlich berichtet (ED. VAN BENEDEN u. s. w.), dass es aus einer vielzelligen protoplasmatischen Grundmasse gebildet sei; allein HALLEZ (No. 10) hat vor kurzem hervorgehoben, dass die Keimzellen selbst am äussersten Ende des Ovariums ganz deutlich gesondert und nicht mit einander verschmolzen seien.

Mit einer oder zwei Ausnahmen behalten die vom Dotterstock abgesonderten Dotterzellen ihre Lebendigkeit, bis sie vom Embryo nach der Entwicklung seines Mundes verschlungen werden. Die wenigen, welche nicht auf diese Weise Verwerthung finden, lösen sich auf. Es sind körnige, kernhaltige Zellen, und wie VON SIEBOLD zuerst gezeigt hat, zeichnen sie sich durch spontane amoeboide Bewegungen aus.

Ein sehr bedeutungsvolles Licht wirft auf die Natur des Dotterstockes der Bau der Fortpflanzungsorgane bei *Prorhynchus* und *Macrostomum*.

Bei *Prorhynchus* findet man kein besonderes Vitellarium, sondern der untere Theil der Eierstocksröhre ersetzt dasselbe sowohl functionell als morphologisch. Das Ei wird von Dotterzellen umhüllt, welche nach HALLEZ (No. 10) ihre Lebendigkeit eine längere Zeit hindurch behalten. Nach ED. VAN BENEDEN werden aber Dotterkügelchen auch in dem Protoplasma des Eies selbst gebildet, abgesehen von den dasselbe umgebenden Dotterzellen und unabhängig von diesen. Bei *Convoluta paradoxa* soll ein besonderer Dotterstock gleichfalls fehlen obgleich sich eine Ablagerung von Dotter rings um das Ei bildet.

Bei *Macrostomum* werden die Dotterdrüsen gleichfalls höchstens durch einen tiefer unten gelegenen, specialisirten Theil der Eierstocksröhre vertreten. Während die Eier nach unten rücken, erfüllen sie sich mit Dotterkügelchen. Nach Ed. van Beneden werden dieselben im Protoplasma des Eies selbst gebildet, allein dem widerspricht Hallez ausdrücklich, welcher fand, dass sie von den die Eierstocksröhre auskleidenden Zellen geliefert werden, die, statt ihre Lebendigkeit wie bei *Prorhynchus* zu behalten, sich auflösen und eine körnige Masse bilden, die von dem Protoplasma des Eies aufgenommen wird.

Bei *Prostomum caledonicum* (Ed. van Beneden) sind die Fortpflanzungsorgane nach demselben Plane gebaut wie bei den übrigen Rhabdocoelen; allein die Zellen, welche die Dotterdrüse bilden, geben kleine Dotterpartikelchen ab, die in das Ei eintreten, statt dass eine Schicht von das Ei umhüllenden Dotterzellen entstünde.

Bei den marinen dendrocoelen Turbellarien entstehen die Eier in gesonderten Säcken, welche weit von einander entfernt im Parenchym des Körpers zwischen den Ausstülpungen des Darmcanals zerstreut liegen. Innerhalb derselben machen die Eier ihre vollständige Entwicklung durch, ohne dass Dotterdrüsen dabei thätig wären. Die Ovarien der Nemertinen gleichen viel mehr denjenigen der marinen Dendrocoelen als der Rhabdocoelen. Sie bestehen aus einer Reihe von längs der beiden Seiten des Körpers zwischen den Erweiterungen des Verdauungscanals gelegenen Säcken. Die Eier entwickeln sich in diesen Säcken auf vollkommen normale Weise und in vielen Fällen erfüllen sie sich mit Dotterkörnchen, welche als Differenzirungen des Protoplasmas des Eies selbst entstehen. Die schützenden Membranen der Eier sind noch nicht genau genug studirt worden. In manchen Fällen [1]) findet man zwei Membranen, eine innere und eine äussere. Die erstere, welche den Dotter unmittelbar umhüllt, ist äusserst zart, die letztere ist dicker und durchscheinend.

Die Beschaffenheit der weiblichen Fortpflanzungsorgane der Trematoden ist zuerst durch von Siebold (No. 12) deutlich erkannt worden. Er stellte anfänglich, obwohl nicht sehr bestimmt, die Ansicht auf, dass vom Ovarium nur die Keimbläschen gebildet würden, während das Protoplasma des Eies von der Dotterdrüse stammen sollte. Diese Ansicht ist schon längst verlassen worden und von Siebold (No. 13) war selbst der erste, welcher erkannte, dass wahre Eier mit einem protoplasmatischen Körper, der ein Keimbläschen und einen Keimfleck enthält, sich im Eierstocke bilden. Die Trematoden haben nichtsdestoweniger noch nicht aufgehört, eine wichtige Rolle bei der Bildung der gangbaren Anschauungen über die Entstehung der Eier zu spielen, und noch vor kurzem haben sie Ed. van Beneden als Typus zur Darlegung seiner allgemeinen Ansicht über diesen Gegenstand gedient.

Diese Ansicht besteht im wesentlichen darin, dass er das Absonderungsproduct der Dotterdrüse, welches in den meisten Fällen das

[1]) *Amphiporus lactiflorius* und *Nemertes gracilis*. Mc Intosh, *Monograph on British Nemertines*. Ray Society.

Ei einfach umhüllt, für das Homologon der Dotterkörnchen hält, die das Protoplasma vieler Eier erfüllen, und demgemäss betrachtet er auch die Rolle des Eierstockes, wo die Eier bei den meisten Formen ihren Vorrath an Dotterkörnchen empfangen, als gleichwerthig mit derjenigen der Dotterdrüse bei den Platyelminthen. Ferner scheint er als den primitiven Zustand denjenigen aufzufassen, wie er uns bei den Trematoden, Cestoden u. s. w. entgegentritt, und den Bau der Ovarien, der für andere Formen charakteristisch ist, secundär von dem ersteren abzuleiten, indem hier die ursprünglich getrennten Dotterstöcke mit dem eigentlichen Ovarium verschmolzen seien.

Dies scheint mir jedoch nicht viel besser zu sein, als das Pferd am Schwanze aufzuzäumen. Meiner Ansicht nach ist der Dotterstock, wie dies auch bereits von GEGENBAUR, HALLEZ u. s. w. angedeutet wurde, einfach als eine besondere Differenzirung der ursprünglich einfachen Eierstocksröhre zu betrachten und die soeben citirten Beispiele von *Macrostomum* und *Prorhynchus* scheinen mir gerade einige der Uebergangsstufen dieser Differenzirung darzubieten. Bei *Macrostomum* liefern die Zellen des unteren Theils des Eileiters einfach eine Art von Nahrungsstoff für das Ei in Form von körnigen Dotterpartikelchen, während bei *Prorhynchus* die Dotterzellen des unteren Theils der Eierstocksröhre eine vollständige Umhüllung selbständiger Zellen um das Ei bilden. Wenn man sich diesen unteren Theil der Eierstocksröhre zu einem besonderen Divertikel ausgewachsen denkt, so hat man ein normales Vitellarium vor sich. Allein selbst mit der obigen Modification scheint mir die Theorie VAN BENEDEN's nicht sehr befriedigend zu sein. Die Ansicht, dass die Dotterkörnchen derselben Natur seien wie die Dotterzellen, wird im wesentlichen nur durch die Beobachtung bei *Prostomum caledonicum* unterstützt, wo in der That der Dotterstock die Dotterkörnchen hervorbringt, welche das Ei erfüllen. Die Erfahrungen bei *Prorhynchus* und *Macrostomum* aber geben auch denen bei *Prostomum caledonicum* ein anderes Aussehen. Aus der ersteren besonders geht hervor, dass, selbst wenn normale Dotterzellen das Ei umhüllen, trotzdem Dotterkügelchen sich unabhängig davon im Protoplasma des Eies ablagern können.

Die wahrscheinlichste Ansicht in Bezug auf die Natur des Dotterstockes ist die von GEGENBAUR, HALLEZ u. s. w., nach welcher derselbe als ein besonders modificirter Theil der Eierstocksröhre zu betrachten ist. Nach dieser Ansicht lässt auch die Natur und Function der Dotterzellen eine ziemlich einfache Erklärung zu. Sie sind als primäre Keimzellen aufzufassen, gleich denjenigen in den Ovarien von *Hydra*, *Tubularia* u. s. w., welche sich nicht in Eier umwandeln. Gleich diesen mögen sie in manchen Fällen (*Macrostomum*, *Prostomum* etc.) unmittelbar zur Ernährung des Eies dienen. In anderen Fällen dagegen behalten sie ihre Unabhängigkeit und dienen erst für die spätere Ernährung des Embryos. In beiden Fällen jedoch zeigen sie die normaler Weise allen Eiern zukommende Fähigkeit, in ihrem Protoplasma Dotterpartikelchen zu bilden.

ECHINODERMEN.

15) C. K. Hoffmann. „Zur Anatomie d. Echiniden u. Spatangen." *Niederländisch. Archiv f. Zoologie*, Vol. I. 1871.
16) C. K. Hoffmann. „Zur Anatomie d. Asteriden." *Niederländisch. Archiv f. Zoologie*, Vol. II. 1873.
17) H. Ludwig. „Beiträge zur Anatomie d. Crinoiden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXVIII. 1877.
18) Joh. Müller. „Ueber den Canal in den Eiern d. Holothurien." *Müller's Archiv*, 1854.
19) C. Semper. *Holothurien*. Leipzig, 1868.
20) E. Selenka. *Befruchtung des Eies v. Toxopneustes variegatus*, 1878.
[S. auch Ludwig (No. 4) etc.]

Die Eier der Echinodermen bieten in ihrer Entwicklung manche interessante Punkte dar.

Die Ovarien selbst werden in der Regel von einer besonderen Gefässausbreitung umhüllt. Bei den Asteroiden, Echinoiden und Holothuroiden haben diese Organe die Form von Säcken, welche bei den ersteren beiden und wahrscheinlich auch bei der letzteren Gruppe noch ausserdem von einem Gefässsinus umgeben werden, der sich aus einem der Ovarialgefässe durch Ausstülpung gebildet hat. Bei den Crinoiden besitzen sie die Form einer hohlen Rhachis, welche vollständig von einem Blutgefässe umhüllt wird (Fig. 11, *b*). Die unmittelbare Nebeneinanderlagerung der Ovarien (der Fortpflanzungsorgane) und des Blutgefässsystems bei diesen Formen hat offenbar genau dieselbe physiologische Bedeutung wie die entsprechende Anordnung der Ovarien (der Fortpflanzungsorgane) und der Radiärgefässe bei den Coelenteraten.

Bei den Asteroiden, den Echinoiden und den Holothuroiden haben die Ovarien die Form von Säcken, welche von einem Epithel von Keimzellen ausgekleidet werden, und die Eier bilden sich einfach durch Vergrösserung dieser Zellen, welche, nachdem sie eine gewisse Grösse erreicht haben, sich von den Wänden ablösen und in den Hohlraum des Eierstocks fallen. Bei *Toxopneustes* und wahrscheinlich bei sehr vielen andern Formen erleiden nur sehr wenige dieser Epithelzellen eine solche Umwandlung in Eier, alle übrigen erfahren häufige Theilung und werden schliesslich wie in so vielen andern Fällen zur Ernährung der wahren Eier verwendet. Bei den nahezu reifen Eiern von *Asterias* hat Fol ein abgeplattetes Follikelepithel beschrieben, dessen Ursprung unbekannt ist.

Bei *Holothuria* (Semper) findet eine fernere Differenzirung derjenigen Keimzellen statt, welche nicht dazu bestimmt sind, Eier zu werden. Sie umgeben die vergrösserte Zelle, welche das eigentliche Ei darstellt, für welche sie somit eine Art folliculärer Kapsel liefern. Diese Kapsel ist mittels eines Stiels an den Wänden des Ovariums befestigt und das Ei liegt frei innerhalb derselben, ausgenommen eine kleine Stelle beinah gerade gegenüber dem Befestigungspunkte der Kapsel, woselbst das Ei an der Wandung der Kapsel haftet. Im weiteren verschmelzen die Follikelzellen, welche die Kapsel bilden, mit einander

und stellen eine eigentliche Membran dar, in welcher nur noch die Kerne unterscheidbar bleiben. Innerhalb der membranösen Kapsel bildet sich dann für das Ei eine eiweisshaltige Zona radiata. An der Stelle, wo das Ei sich an der Kapsel befestigt hatte, kann sich diese Membran natürlich nicht entwickeln und bleibt daher unvollständig. Die so gebildete Durchbohrung wird zur Mikropyle des Holothurien-Eies, was zuerst von Joh. Müller entdeckt worden ist. Die eiweisshaltige Membran, welche wir soeben von den Holothurien beschrieben, wurde auch bei Asteroiden (Fig. 5) und Echinoiden gefunden. In diesen Gruppen besteht jedoch keine eigentliche Mikropyle, obgleich bei *Ophiothrix* ein Ernährungsloch die Membran an der Befestigungsstelle des Eies bis zu der Zeit, wo das Ei frei wird, durchbohrt (Ludwig).

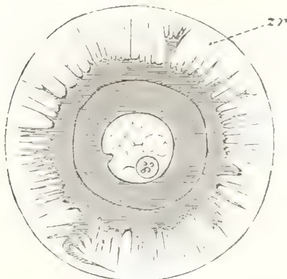


Fig. 10. Ei von *Toxopneustes variegatus* mit pseudopodienartigen Fortsätzen des Protosplasmas, welche die *Zona radiata* (*z.r*) durchdringen. (Nach Selenka.)

Die Bildung der Zona radiata ist von Selenka studirt worden. Dieselbe wird von dem Protoplasma des Eies abgesondert und hat eine gallertartige Consistenz; nachdem sie gebildet ist, sendet die peripherische Lage des Protoplasmas des Eies durch dieselbe hindurch pseudopodienartige Fortsätze aus, um von aussen her Nahrung aufzunehmen. Diese Fortsätze sind anfänglich gross und unregelmässig, werden aber bald feiner und feiner (Fig. 10) und erlangen eine regelmässige strahlenförmige Anordnung. Sie werden zurückgezogen, wenn das Ei reif ist, allein nichtsdestoweniger veranlassen sie das feinstrahlige Aussehen der Membran, indem die Strahlen nun in Wirklichkeit feine Poren darstellen.

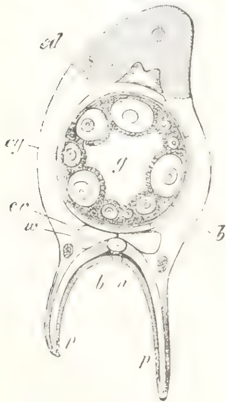


Fig. 11. Querschnitt durch die Pinna einer geschlechtsreifen *Comatula*. (Aus Gegenbaur, nach Ludwig.)

p. Tentakel. *g*. Lumen der Genitalrhachis. *w*. Wassergefäss. *n*. Nervenstrang. *b*. Blutgefäss auf dem Nervenstrang und der runden Genitalrhachis. *c g*. Genitalcanal. *cd*. Dorsaler Durchschnitt der Leibeshöhle. *c v*. Ventraler Durchschnitt der Leibeshöhle.

Bei den Crinoiden besteht die Genitalrhachis aus einer Röhre, deren Epithel von den primären Keimzellen gebildet wird (Fig. 11). Während sich einige dieser Zellen vergrössern und zu Eiern werden, liefern die übrigen das Material zu einem Follikelepithel, welches sich den Eiern genau wie bei den Holothurien ringsum auflagert.

MOLLUSKEN.

Lamellibranchiata.

21) H. LACAZE-DUTHIERS. „Organes génitaux des Acéphales Lamellibranches." *Ann. Sci. Nat.*, 4me série, Vol. II. 1854.

22) W. FLEMMING. „Ueber die erste Entwicklung am Ei der Teichmuschel." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. X. 1874.

23) W. FLEMMING. „Studien über die Entwicklung der Najaden." *Sitz. d. k. Akad. d. Wiss. Wien*, Vol. LXXI. 1875.

24) TH. VON HESSLING. „Einige Bemerkungen, etc." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. V. 1854.

25) H. VON JHERING. „Zur Kenntniss der Eibildung bei den Muscheln." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIX. 1877.

26) KEBER. *De Introitu Spermatozoorum in ovula*, etc. Königsberg, 1853.

27) FR. LEYDIG. „Kleinere Mittheilung etc." *Müller's Archiv*, 1854.

Gasteropoda.

28) C. SEMPER. „Beiträge zur Anat. u. Physiol. der Pulmonaten." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. VIII. 1857.

29) H. EISIG. „Beiträge zur Anat. u. Entwick. der Pulmonaten." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIX. 1869.

30) FR. LEYDIG. „Ueber Paludina vivipara." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. II. 1850.

Cephalopoda.

31) ALB. KÖLLIKER. *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden.* Zürich, 1844.

32) E. R. LANKESTER. „On the developmental History of the Mollusca." *Phil. Trans.*, 1875.

Lamellibranchiaten.

Die Eier der Lamellibranchiaten bieten manche interessante Eigenthümlichkeiten dar. Sie entwickeln sich in den Taschen des Ovariums, welche durch ein abgeflachtes Keimepithel oder manchmal auch (?) durch ein Syncytium ausgekleidet werden. Einige Zellen dieses Epithels vergrössern sich und werden zu Eiern, welche aber an den Wandungen ihrer Taschen durch protoplasmatische Stiele angeheftet bleiben. Rings um das Ei tritt dann bei gewissen Formen *(Anodon, Unio)* eine zarte Dottermembran auf, welche an dem protoplasmatischen Stiele nicht vollständig geschlossen erscheint und daher von einer Oeffnung durchbohrt wird, welche die Mikropyle darstellt (Fig. 12). Wird das Ei reif, so stellt sich ein grösserer, mit eiweisshaltiger Flüssigkeit erfüllter Raum zwischen dem Ei und seiner Membran ein, allein das Ei bleibt dabei immer noch durch die Mikropyle mit jener in Verbindung. Bei *Scrobicularia* (VON JHERING No. 25) tritt die das Ei umgebende Membran im Anfang nur als eine eiweissige Schicht auf, deren äusserste Lage sich später zur Dottermembran verhärtet. Bei dieser Form wird auch der Protoplasmastiel, wenigstens in den vollständig mit Eiern erfüllten Taschen, ausserordentlich lang. Die Eier lösen sich schliesslich ab, indem der Stiel zerreisst und der Theil desselben, welcher an der Dottermembran haften bleibt, bald abfällt. Die Function des

Stieles und der Mikropyle während der Entwicklung des Eies ist zweifellos eine ernährende.

Bei *Anodon* und *Unio* findet man Dotterkörnchen ähnlich denjenigen, welche sich im Protoplasma des Eies ablagern, auch in den Epithelzellen der Eierstockstaschen (FLEMMING 22), und es lässt sich kaum daran zweifeln, dass sie unmittelbar aus diesen Zellen in das Ei übertragen werden. Es scheint daher, als ob diese Zellen ungefähr dieselbe Rolle spielten wie die Dotterdrüse einiger Turbellarien *(Prostomum caledonicum).* Bei *Scrobicularia* begegnet man im Epithel der Taschen keinen Dotterkörnchen, sondern solche sind nur in der verbreiterten Scheibe enthalten, vermittelst deren das Ei sich an der Wandung der Tasche befestigt, sowie auch im Ei selbst.

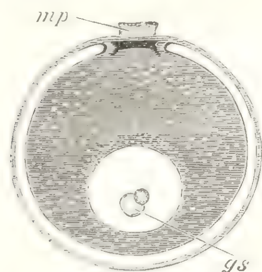


Fig. 12. Mittelgrosses Ei von *Anodonta complanata.* (Nach FLEMMING.)
mp. Mikropyle. *gs.* Keimfleck.

Wenn sich das Ei ablöst, so bleibt die Mikropyle doch noch als eine Oeffnung zurück, welche wahrscheinlich die Aufgabe hat, die Spermatozoen eindringen zu lassen.

Die Gestalt und Form der Mikropyle wechselt ausserordentlich. Bei *Anodon* und *Unio* stellt sie ein vorspringendes trompetenförmiges Gebilde dar, welches sich nach der Befruchtung verkürzt und auf eine einfache später obliterirende Oeffnung reducirt (Fig. 12).

Bei andern Formen ist sie blos eine Durchbohrung der Dottermembran, welche manchmal sehr gross wird. Bei einer Art von *Arca*, welche ich in Valparaiso zu beobachten Gelegenheit hatte, kam sie sogar beinah dem grössten Umkreise des Eies gleich.

Die Eier der Lamellibranchiaten zeichnen sich nicht allein durch den Besitz einer Mikropyle, sondern auch durch gewisse Eigenthümlichkeiten des Dotters und des Keimbläschens aus.

Bei den Süsswassermuscheln findet man gewöhnlich in jungen und mittelgrossen Eiern einen eigenthümlichen linsenförmigen Körper — KEBER's Körperchen —, welcher unmittelbar innerhalb der Mikropyle seine Lage hat. Er steht wahrscheinlich irgendwie in Beziehung zur Ernährung des Eies, obgleich die Thatsache, dass er nicht immer zu finden ist, anzudeuten scheint, dass er jedenfalls keine grosse Bedeutung haben kann.

Ein dunkler Körper, den VON JHERING in der Nachbarschaft des Keimbläschens im reifen Eie von *Scrobicularia* fand, ist wahrscheinlich ähnlicher Natur wie KEBER's Körperchen. Beide Körper können wohl in dieselbe Kategorie gestellt werden wie der sog. Dotterkern in den Eiern der Spinnen und der Frösche.

Bei sämmtlichen Eiern von *Anodon* und *Unio* mit Ausnahme der jüngsten setzt sich der Keimfleck aus zwei beinah vollständigen

Kugeln zusammen, die mittels eines kleinen Theiles ihres Umfangs mit einander in Verbindung stehen (Fig. 12, *gs.*). Die kleinere derselben zeigt ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen als die grössere und enthält oft eine Vacuole, die beiden Theile zusammen aber scheinen die von einander getrennten (obgleich nicht durch einfache Theilung gesonderten) Bestandtheile des primitiven Nucleolus zu sein. Ein Nucleolus von diesem Charakter kommt nicht allgemein bei den Lamellibranchiaten vor, allein eine ähnliche Sonderung der Bestandtheile des Keimflecks ist von Flemming auch bei *Tichogonia* gefunden worden, wo jedoch der stärker lichtbrechende Körper einen Theil des weniger lichtbrechenden Körpers nach Art eines Bechers theilweise umschliesst.

Gasteropoden.

Die Eier der Gasteropoden entwickeln sich gleich denen der Lamellibranchiaten aus den Epithelzellen der Acini oder der Taschen des Ovariums. Bei den hermaphroditischen Formen werden sowohl Eier als Samenzellen in denselben Taschen erzeugt (Fig. 13), indem einfach die einen Epithelzellen zu Eiern und die andern zu Samenzellen werden. Die Eier bilden sich in der Regel an der Wandung der Tasche, die Spermatozoen dagegen im Innern (Pulmonata) (Fig. 13 *A*), oder es kann noch eine weitere Differenzirung der Theile Platz greifen (Fig. 13 *B*). Die Eier der Gasteropoden bilden darin eine Ausnahme, dass sich nur selten oder niemals eine Dottermembran um sie herum ausbildet. Das Ei wird vielmehr während seines Herabsteigens zur Geschlechtsöffnung in eine Absonderung der Eiweissdrüse eingehüllt, welche sich äusserlich verhärtet, um eine besondere Membran zu bilden.

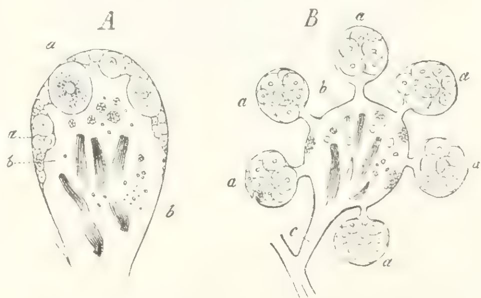


Fig. 13. Follikel der Zwitterdrusen von Gasteropoden. (Aus Gegenbaur.)
A. Helix hortensis. Die Eier (*aa*) entwickeln sich an der Wandung des Follikels, die Samenmassen (*b*) im Innern.
B. Aeolidia. Der für die Samenmassen bestimmte Theil des Follikels ist peripherisch von Ovarialsäckchen (*a*) besetzt. *c.* Gemeinsamer Ausführungsgang.

Cephalopoden.

Lankester (No. 32) hat auf mehrere sehr interessante Punkte, die Ernährung der Eier von *Sepia* während ihres Wachsthums betreffend, aufmerksam gemacht. Die Eier entwickeln sich in Bindegewebstaschen, welche früh eine doppelte gestielte Kapsel von Bindegewebe entstehen lassen. Die Zellen der innern Schicht dieser Kapsel nehmen bald einen epithelialen Charakter an und werden zu einem

wahren Follikelepithel, während sich zwischen den beiden Schichten ein Netzwerk von Gefässcanälen ausbreitet. Das Follikelepithel faltet sich nach der Ausbildung dieser Gefässcanäle in höchst merkwürdiger Weise. Die Falten nämlich, welche auf Fig. 14, *ic.* im Durchschnitt dargestellt sind, springen in die Masse des Eies vor und füllen dieselbe sogar beinah vollständig aus. Auf diese Weise kommt eine ungemeine Vergrösserung der von dem Epithel dargebotenen ernährenden Oberfläche zu stande. Jede Falte wird in ihrer ganzen Ausdehnung von Blutgefässen versorgt. Die Fältelungen des Follikelepithels geben Veranlassung zu einer Korbgeflecht-artigen Zeichnung auf der Oberfläche des Eies. Während des Entwicklungsstadiums, wo das Follikelepithel die erwähnte Structur besitzt, zeigen seine Zellen einen ähnlichen Charakter wie die Becherzellen einer Schleimhaut und ergiessen ihr metamorphosirtes Protoplasma in die Masse des Eies hinein.



Fig. 14. Querschnitt durch ein Eierstocksei von *Sepia*. (Copie nach LANKESTER.)

oc. aussere Kapselmembran. *ic.* innere Kapselmembran mit dem Follikelepithel. *bv.* Blutgefässe im Querschnitt zwischen der äussern und der innern Kapselmembran. *c.* Dotter.

Der Querschnitt zeigt die Falten der innern Kapsel mit ihrem Epithel, welche in die Substanz des Eies eindıingen, um dasselbe mit Nahrungsstoff zu versorgen.

Nachdem die obenerwähnte Ernährungsart eine Zeitlang stattgefunden hat, tritt eine Veränderung ein und die kammartigen Vorsprünge verschwinden allmählich. Dies rührt davon her, dass die Epithelzellen von den Kämmen in das Protoplasma des Eies übertreten und schliesslich assimilirt werden, nachdem sie noch eine längere oder kürzere Zeit hindurch ihre Individualität behauptet hatten. Sobald die Absorption dieser Kämme vollendet ist, nimmt die Oberfläche des Eies wieder eine vollkommen regelmässige Gestalt an. Die Kapsel des Eies zerplatzt sodann an der dem Stiel gegenüberliegenden Seite und das Ei fällt in den Eileiter.

Die Eier der Cephalopoden sind gleich denen der Gasteropoden vollständig nackt, indem sie sowohl einer Dottermembran als eines Chorions entbehren. Die Eikapsel, welche sich beim Heruntersteigen im Eileiter um dieselben bildet, wird bei *Sepia* von einer Mikropylöffnung durchbohrt.

CHAETOPODEN.

33) Ed. Claparède. „Les Annélides Chaetopodes du Golfe de Naples." *Mém. d. l. Société de phys. et d'hist. nat. de Genève* 1868—69 und 1870.

34) E. Ehlers. *Die Borstenwürmer nach system. und anat. Untersuchungen.* Leipzig, 1864—68.

35) E. Selenka. „Das Gefässsystem d. Aphrodite aculeata." *Niederländisches Archiv f. Zool.*, Vol. II. 1873.

Die Eier der Chaetopoden entwickeln sich in den meisten Fällen an besondern Partien der einen Theil der Leibeshöhle auskleidenden Epithelzellen, welche ein Keimepithel darstellen (Fig. 15). Sehr

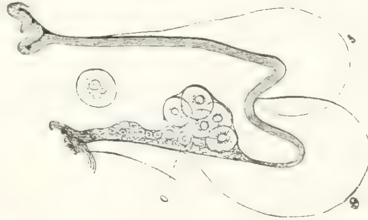


Fig. 15. Ein Parapodium von *Tomopteris*. (Nach Gegenbaur.) a. Anhaufung von Keimepithelzellen, welche die Leibeshohle auskleiden.

häufig *(Aphrodite, Arenicola)* umgeben diese Partien von Keimzellen, wie dies ja auch bei andern Typen so gewöhnlich ist, die Blutgefässe. In vielen Fällen verdickt sich das Keimepithel und bildet ein massiges Organ, für welches die äussersten Zellen eine mehr oder weniger bestimmt abgegrenzte membranöse Decke bilden können (Oligochaeten u. s. w.). Die Eier entstehen durch von anderen Veränderungen begleitete Vergrösserung dieser Keimzellen. Während ihrer ersten Entwicklungsperiode werden die Eier häufig von einer besondern Kapsel umgeben, welche oft gestielt und an ihrer Befestigungsstelle mit einer grossen Mikropylöffnung versehen ist. Bei *Aphrodite* und *Polynoë* namentlich lässt sich diese Anordnung, welche offenbar mit der Ernährung des Eies zusammenhängt, sehr leicht beobachten. Das Ei wird in die Leibeshöhle entleert durch das Platzen der Kapsel oder durch Abreissen des Stiels. Die Kapsel fällt schliesslich stets dem Untergange anheim; allein häufig entwickelt sich dann nach dem Eintreten des Eies in die Leibeshöhle eine Dottermembran. Die Dottermembran von *Spio* und andern Polychaeten ist mit einem äquatorialen Ring ampullenartiger Bläschen versehen.

DISCOPHORA.

36) H. Dorner. „Ueber die Gattung *Branchiobdella*." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XV. 1865.

37) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten.*

38) Fr. Leydig. „Zur Anatomie v. Piscicola geometrica, etc." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. I. 1849.

39) C. O. Whitman. „Embryology of Clepsine." *Quart. J. of Micr. Sci.*, Vol. XVIII. 1878.

Das Ovarium der Discophoren besteht aus einer Zellmasse, die von einem membranösen Sack umhüllt wird. Bei *Branchiobdella* findet sich in der centralen Axe dieser Zellen eine Säule kernhaltigen Protoplasmas, von welcher die Zellen selbst hervorsprossen. Die Entwicklung des Eies findet durch Vergrösserung u. s. w. einer der peripherischen Zellen statt, welche schliesslich die Wandung des Sackes sprengt und frei in die Körperhöhle entleert wird.

Bei den meisten übrigen Egeln (mit Ausnahme von *Piscicola* und ihren Verwandten) findet man eine etwas complicirtere Anordnung von wesentlich gleicher Natur wie bei *Branchiobdella*. Es sind ein oder mehrere aufgewundene Eifäden vorhanden, welche frei in einem zarten, mit dem Eileiter zusammenhängenden Sacke liegen. Jeder Eifaden besteht aus einer centralen Rhachis und einer peripherischen Zellenschicht[1]). Die Eier bilden sich durch Vergrösserung der peripherischen Zellen, verbunden mit einer Ablagerung von Nahrungsdotter. Der Nahrungsdotter scheint sich in der Rhachis selbst noch lebhafter als im Protoplasma der Eier zu bilden. Sind die Eier reif, so fallen sie in den Eierstockssack.

Bei *Piscicola* erscheint die Entwicklung des Eies etwas eigenthümlich; allein in gewissen Hinsichten gleicht sie derjenigen von *Bonellia* (S. 41). Die Eier entwickeln sich nämlich aus den primitiven Keimzellen, welche den Ovarialsack erfüllen. Die Kerne dieser Zellen nehmen an Zahl zu und es sondert sich an jeder Zelle eine kernhaltige peripherische Schicht von dem centralen Theil ab, welcher gleichfalls Kerne enthält. Dieser letztere Theil spaltet sich sodann in zahlreiche Zellen, unter welchen eine schliesslich das Ei bildet, während die übrigen eine demselben angelagerte Zellmasse darstellen wie bei *Bonellia* (Fig. 16). Diese Zellmasse verschwindet schliesslich, indem sie wahrscheinlich zur Ernährung des Eies verwendet wird.

Die Eierstöcke des Blutegels scheinen zu dem röhrenförmigen Typus zu gehören, insofern als die Eier nicht von einem Theile des die Leibeshöhle auskleidenden Epithels gebildet werden; allein wenn man, wie dies wahrscheinlich ist, die nächste Verwandtschaft der Blutegel bei den Chaetopoden zu suchen hat, so muss die Umhüllung der Ovarien erst secundärer Natur sein. Es ist bemerkenswerth, dass sich die Eier nicht wie bei den gewöhnlichen röhrenförmigen Ovarien von dem die Ovarialröhre auskleidenden Epithel aus entwickeln.

GEPHYREA.

40) Keferstein und Ehlers. *Zoologische Beiträge.* Leipzig, 1861.

41) C. Semper. *Holothurien*, 1868, p. 145.

42) J. W. Spengel. „Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen." *Beiträge a. d. zool. Station z. Neapel*, Vol. I. 1879.

43) J. W. Spengel. „Anatomische Mittheilungen über Gephyreen." *Tagebl. d. Naturf. Vers.* München, 1877.

[1]) Die Rhachis ist, wie Whitman (No. 39) und andere Beobachter nachgewiesen haben, aus kernhaltigem Protoplasma zusammengesetzt; allein es bedarf doch noch fernerer Untersuchungen über diesen Punkt.

Bei den Gephyreen entstehen die Eier wie bei den Chaetopoden aus den das Peritoneum bekleidenden Zellen und häufig auch aus denen, welche Theile des Gefässsystems umgeben *(Bonellia, Thalassema)*. In manchen Fällen *(Sipunculus, Phascolosoma, Echiurus)* findet das hauptsächliche Wachsthum des Eies erst nach der Zeit statt, wo es in die Leibeshöhle entleert worden ist.

Bei *Sipunculus* werden die Eier in der Leibeshöhle von einem Follikel umhüllt, der jedoch noch vor Erlangung ihrer Reife abgeworfen wird.

Brandt leugnet die Existenz dieses Follikels oder wenigstens seine celluläre Natur. Spengel's (43) Beobachtungen sind jedoch entscheidend zu Gunsten der Richtigkeit der ursprünglichen Auffassung von Keferstein und Ehlers. Die Follikel scheinen hienach erst gebildet zu werden, nachdem die Eier frei geworden sind. Bei *Phascolosoma* findet sich kein Follikel (Semper, Spengel).

Sowohl bei *Phascolosoma* als bei *Sipunculus* entsteht eine Dottermembran mit radiären Poren, eine Zona radiata, und bei *Phascolosoma* sondert sich der äussere Theil derselben als structurlose Dottermembran ab. Die Entstehung dieser beiden Membranen aus dem Protoplasma des Eies wird im letzteren Falle durch den Mangel eines Follikelepithels bewiesen.

Einige interessante Beobachtungen über das Wachsthum und den Ursprung des Eies bei *Bonellia* sind von Spengel angestellt worden.

Die Eier nehmen ihren Ursprung aus gewissen Zellen (Keimzellen) in der peritonealen Auskleidung der Bauchgefässe, welche über dem Nervenstrange liegen. Diese Zellen, welche sich von den sie umgebenden abgeplatteten peritonealen Elementen deutlich abgrenzen, nehmen durch Theilung an Zahl zu und stellen kleine, von einem Follikel von Peritonealzellen umhüllte Massen dar, welche mittels eines Stieles am Peritoneum festhängen. Die centrale Zelle jeder einzelnen Masse wächst stärker als die übrigen, welche sich in säulenförmiger Anordnung um dieselbe gruppiren; gleichwohl ist letztere nicht dazu bestimmt, zum Ei zu werden. Im Gegentheil wachsen nun einige der übrigen dem Stiele zunächst gelegenen Zellen stärker und schliesslich zeichnet sich eine unter diesen durch ihre bedeutende Grösse und den Charakter ihres Kernes als Ei aus. Die übrigen grösseren Zellen erlangen denselben Umfang wie ihre Nachbarn. Nun sondert sich das Ei mehr oder weniger von der Masse der Keimzellen, nimmt ausserordentlich rasch an Grösse zu und stellt bald den ansehnlichsten Bestandtheil des Follikels dar. (Fig. 16, *ov.*) Die übrigbleibenden Keimzellen verhalten sich ganz passiv, und obgleich sie mit Ausnahme der centralen Stielzelle nicht zu

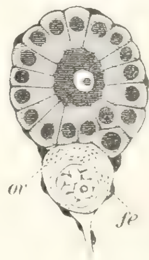


Fig. 16. Follikel von *Bonellia* auf mittlerer Entwicklungsstufe. (Nach Spengel.)
ov. Ei. *fe.* abgeplattetes Follikelepithel.

atrophiren scheinen, so stellen sie doch bald eine verhältnissmässig nur schwache Hervorragung auf der Oberfläche des Eies dar. Durch Abreissen des Stiels wird schliesslich der ganze Follikel frei und die fernere Entwicklung des Eies findet in der Leibeshöhle statt. Es bildet sich eine Dottermembran und am Ende wird das Ei in den Eileiter (in das Segmentalorgan) aufgenommen. Zu dieser Zeit oder kurz vorher werden die Follikelzellen nebst der Keimmasse, welche durchaus noch keine Zeichen von Atrophie erkennen lässt, abgeworfen und das Ei bleibt von seiner Dotterhaut umhüllt allein übrig.

NEMATODA.

44) Ed. Claparède. *De la formation et de la fécondation des œufs chez les Vers Nématodes.* Genève, 1859.

45) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten.*

46) H. Munk. „Ueber Ei- u. Samenbildung u. Befruchtung bei den Nematoden.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. IX. 1858.

47) H. Nelson. „On the reproduction of Ascaris mystax, etc.“ *Phil. Trans.* 1852.

48) A. Schneider. *Monographie der Nematoden.* Berlin, 1866.

Die weiblichen Organe bestehen in der Regel aus zwei blindsackartigen Röhren, welche sich mit einander vereinigen, bevor sie sich nach aussen öffnen. Jede derselben zerfällt in eine Vagina, einen Uterus, einen Eileiter und ein Ovarium. Das Ovarium stellt das blinde Ende der Röhre dar und wird von einer gewöhnlichen protoplasmatischen Säule gebildet, in welcher eine Anzahl von Kernen suspendirt erscheint. Das Protoplasma spaltet sich dann rings um die Kerne am obersten Theile der Röhre ab, jedoch schreitet die Abgrenzung der Eier nur sehr allmählich vor, und da sie an der Peripherie der Säule beginnt, so bleiben die Eier durch Stiele mit der centralen Axe verbunden, während das andere Ende frei ist. Auf diese Weise kommt ein stabähnliches Gebilde zu stande, das als Rhachis bezeichnet wird und das aus einer centralen Axe mit einer dieselbe umgebenden Reihe von halb abgegrenzten und strahlenförmig um sie herum angeordneten Eiern besteht. Im untersten Abschnitt des Ovariums lösen sich die Eier vollständig ab und bilden gesonderte Zellen.

Das Protoplasma der Eier, welches am oberen Endabschnitte des Ovariums klar erscheint, wird bei den meisten Formen weiter unten mit Dotterkörnchen erfüllt, die von der Masse der Eier ausgesondert werden. Dieselben beginnen am oberen Ende der Rhachis aufzutreten.

In manchen Fällen, z. B. bei *Cucullanus elegans*, werden keine Dotterkörnchen gebildet. Bei den *Oxyuridae* spalten sich die Eier unmittelbar von dem terminalen Syncytium von Protoplasma ab, ohne dass eine Rhachis zu stande käme, und bilden sich daher auf dieselbe Weise wie bei den Trematoden u. s. w.

Der Ursprung der die Eier der Nematoden umhüllenden Membranen ist vielfach Gegenstand des Streites gewesen.

Zu der Zeit, wo das Ei sich von der Rhachis ablöst, ist noch keine Membran vorhanden; allein es geht nichtsdestoweniger aus SCHNEIDER's Beobachtungen hervor, dass die Stelle, wo es sich abgelöst hat, zarter ist als die übrigen Theile, so dass hier eine Art von Mikropyle entsteht, welche nach der Befruchtung verschwindet. Dann tritt eine zarte Dottermembran auf, rings um welche sich dann später eine Eischale ablagert, die nach den Meisten von der Absonderung der Uteruswandungen herstammen soll; allein SCHNEIDER und LEUCKART haben gewichtige Gründe für die Ansicht beigebracht, dass dies in der That nur eine fernere Differenzirung der Dottermembran ist, welche auf der Thätigkeit des Protoplasmas des Eies beruht. Die ursprüngliche einfache Membran spaltet sich, wenn sie dicker wird, in zwei Schichten; die äussere derselben stellt die eigentliche Eischale dar und die Befruchtung des Eies scheint die nothwendige Vorstufe zu ihrer Bildung zu sein. Rings um die Eischale sondern die Wandungen des Uterus häufig noch eine fernere eiweisshaltige Hülle ab.

Die Eischale zeigt in vielen Fällen eigenthümliche Zeichnungen sowie auch terminale Verlängerungen.

INSECTA.

49) A. BRANDT. *Ueber das Ei u. seine Bildungsstätte.* Leipzig, 1878.
50) T. H. HUXLEY. „On the agamic reproduction and morphology of Aphis." *Linnean Trans.*, Vol. XXII. 1858. Siehe auch *Anat. d. Wirbellosen Thiere*, 1878.
51) R. LEUCKART. „Ueber die Mikropyle u. den feinern Bau der Schalenhaut bei den Insecteneiern." *Müller's Archiv*, 1855.
52) FR. LEYDIG. *Der Eierstock u. die Samentasche der Insecten.* Dresden, 1866.
53) LUBBOCK. „The ova and pseudova of Insects." *Phil. Trans.* 1859.
54) STEIN. *Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer.* Berlin, 1847.
[Vergl. auch CLAUS, LANDOIS, WEISMANN, LUDWIG (No. 4).]

Das Ei der Insecten hat den Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gebildet und eine wichtige Rolle in den Verhandlungen über die Natur des Eies gespielt.

Die Ovarien sind paarige Organe, die selten unmittelbar zusammenhängen, indem jedes aus mehr oder weniger zahlreichen Eierstocksröhren besteht, die sich in einen gemeinsamen Eileiter öffnen. Die Eileiter vereinigen sich zu einer Vagina, welche gewöhnlich mit einer Samenblase und accessorischen Drüsen versehen ist, worauf wir nicht weiter einzugehen brauchen. Jedes Ovarium wird von einer peritonealen Hülle umgeben, welche verschiedene Eigenthümlichkeiten annimmt und entweder ein das Ganze bedeckendes loses Netzwerk oder eine besondere Umkleidung jeder einzelnen Eiröhre darstellt. Dieselbe hängt unmittelbar mit der allgemeinen peritonealen Auskleidung zusammen. Jede Ovarialröhre (Fig. 17) besteht aus drei Abschnitten: 1) aus einem terminalen Faden, 2) der terminalen Kammer oder der Keimstätte und 3) aus der eigentlichen Eiröhre.

Die ganze Eiröhre wird von einer structurlosen Tunica propria umhüllt.

Die terminalen Fäden sind feine Verlängerungen, welche sich gewöhnlich bis dicht zum Herzen hinauf fortsetzen. An ihren Enden anastomosiren sie häufig oder vereinigen sich sogar zu einem gemeinsamen Faden. In einzelnen Fällen sind sie gar nicht vorhanden. Sie stellen entweder unmittelbare Fortsetzungen der Keimstätte dar und haben dann ganz denselben histologischen Bau, oder sie sind in andern Fällen einfache Fortsätze der Tunica propria und dienen als Ligamente.

Die Keimstätte besteht in der Regel aus zwei Theilen, einem oberen, welcher mit in das Protoplasma eingebetteten Kernen erfüllt ist, und einem unteren, in welchem sich gesonderte Zellen differenzirt haben.

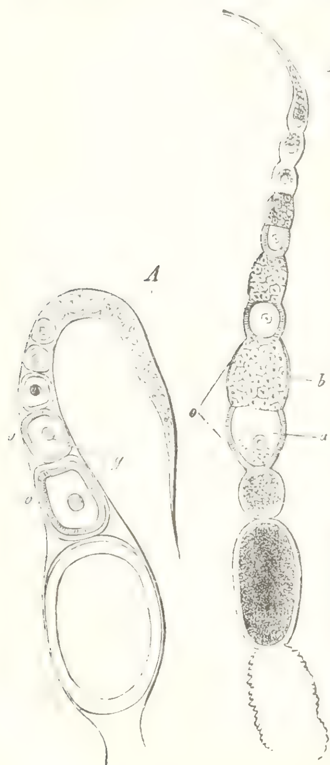


Fig. 17. *A.* Eiröhre des Flohs, *Pulex irritans.* (Nach GEGENBAUR.)
o. Ei. *g.* Keimbläschen.
B. Ovarialröhre eines Käfers, *Carabus violaceus.* (Nach LUBBOCK.)
o. ein Eierstockssegment, bestehend aus einem Ei *a* und einer Masse von Dotterzellen *b.*

Der untere Theil der Eiröhre ist von Eiern angefüllt, die gegen den Eileiter hin in ihrer Entwicklung fortschreiten und in mehr oder weniger scharf von einander abgeschnürten Kammern liegen. In diesen Kammern findet sich bei den meisten Formen neben den wirklichen Eiern eine gewisse Anzahl ernährender Zellen. Die eigentlichen Eiröhren werden überdies von einer Epithelschicht ausgekleidet, welche in die aufeinanderfolgenden Kammern eindringt und mehr oder weniger vollständige Scheidewände zwischen denselben herstellt. Die besonders streitigen Punkte sind 1) die Beziehungen des Eies zu der Keimstätte und 2) die Beziehungen der ernährenden oder Dotterzellen zum Ei. Auf die Streitfragen über diese Punkte können wir uns freilich nur im Vorübergehen einlassen.

Wie bereits angedeutet wurde, gibt es zwei verschiedene Typen von Ovarien, nämlich solche ohne sogenannte ernährende oder Dotterzellen und solche mit denselben [1]).

Die Bildung des Eies bei dem der Dotterzellen entbehrenden Typus ist höchst einfach und wir werden dieselbe aus diesem Grunde zuerst betrachten (Fig. 17 *A*).

Die Keimstätte besteht hier aus einer Anzahl von in spärliches, sie

[1]) Eine Liste der Gattungen mit und ohne ernährende Zellen siehe bei BRANDT, pp. 47 u. 48.

zusammenkittendes Protoplasma eingebetteten Kernen. Im untern Theile der Keimstätte sind die Kerne grösser und sondern sich von dem oberhalb befindlichen Protoplasma als selbständige Zellen mit einer dünnen, das Keimbläschen umgebenden Protoplasmaschicht. Diese Zellen stellen die Eier dar. Indem sie in der Eiröhre herabrücken, nimmt ihr Protoplasma an Masse zu und sie isoliren sich durch das Hereinwachsen jener Epithelzellen, deren Ursprung noch ungewiss ist und welche rings um jedes Ei einen besonderen Follikel bilden, so dass die Eiröhre von einer einfachen Reihe von Eiern erfüllt wird, deren jedes in einem Epithelfollikel steckt (Fig. 17*A*). Je grösser die Eier sind, desto mehr zeigt das Epithel des Follikels eine säulenförmige Anordnung. Wenn die Eier sich dann dem in den Eileiter führenden Ende der Eiröhre annähern, so nehmen sie an Grösse zu und ihr Protoplasma erfüllt sich mehr und mehr mit Dotterpartikelchen.

Im untern Theile der Eiröhre lässt das Epithel auch ein Chorion entstehen.

Ich habe mich so ausgedrückt, als ob das Epithel rings um jedes Ei einen Follikel darstellte, und damit ist zugleich ausgesprochen, dass das in der Umgebung jedes Eies befindliche Epithel mit dem letzteren in der Eiröhre herunterwandere. Es geht jedoch noch keineswegs aus den Beobachtungen der Mehrzahl der Forscher klar hervor, dass dies der Fall ist, und in der That wird sogar das Epithel gewöhnlich so dargestellt, als wenn es einfach das Epithel der Eiröhre wäre. Zu Gunsten der hier vertretenen Ansicht lassen sich folgende Betrachtungen anführen.

Erstens haben wir gewichtige Beweise dafür, dass die oberflächliche Lage der Keimstätte die Epithelzellen entstehen lässt, gleichzeitig mit der Bildung der Eier aus den tiefern Schichten.

Zweitens scheint die Thatsache, dass das Epithel zwischen die einzelnen Eier hereinwächst, beinah mit Sicherheit zu beweisen, dass dieser Theil des Epithels mit den Eiern längs der Eiröhren herunterwandern muss.

Drittens lässt das Epithel unzweifelhaft ein Chorion entstehen und in Anbetracht des eigenthümlichen Baues des Chorions scheint dies nur bei der Annahme möglich, dass das Epithel mit den Eiern in der Eiröhre herunterrückt.

Viertens fällt das Epithel zu der Zeit oder noch bevor das Ei abgelegt wird, der Atrophie anheim und seine Ueberreste hat man mit den corpora lutea verglichen.

Wenn die hier angenommene Ansicht über das Epithel richtig ist, so entspricht das Epithel ohne Zweifel dem Follikelepithel anderer Eier und hat denselben Ursprung wie die Eier selbst.

Die Ovarien mit Dotterzellen unterscheiden sich in ihrem Aussehen von denen ohne solche hauptsächlich darin, dass jede ovariale Kammer einer Eiröhre zweierlei Elemente enthält, welche in der Regel mehr oder weniger scharf von einander gesondert sind. Diese beiden Elemente sind: erstens am untern Ende der Kammer das Ei, und

zweitens am obern Ende grosse Zellen, welche allmählich verschwinden, je grösser das Ei wird (Fig. 17 *B*).

Der oberste Abschnitt der Eiröhre wird wie bei dem vorhergehenden Typus von einer Masse kernhaltigen Protoplasmas gebildet; allein die von demselben abstammenden Keimzellen werden nicht alle zu Eiern. Die Keimzellen verlassen ihre Keimstätte in Haufen und in jedem Haufen lässt sich gewöhnlich eine der Zellen von Anfang an als das Ei unterscheiden, während die übrigen die ernährenden Zellen bilden. Am obersten Abschnitt der Eiröhre ist die ganze Masse jedes Haufens noch sehr klein und die aufeinanderfolgenden Haufen sind nur sehr unvollkommen von einander abgeschnürt; allmählich jedoch nehmen sowohl die ernährenden Zellen als auch das Ei an Grösse zu und dann schnürt sich in der Regel, wovon nur die Dipteren eine bemerkenswerthe Ausnahme machen, die je einen Zellhaufen enthaltende Kammer in eine obere Abtheilung mit den ernährenden Zellen und eine untere Abtheilung mit dem Ei ab. Während das Ei nun in der Röhre herabgleitet, wird es allmählich von einer Schicht von Epithelzellen umhüllt, welche in vielen Fällen gegen die Mitte vordringen und das Ei theilweise von den ernährenden Zellen absondern. Das Epithel scheint sich nicht selten in Form einer flachen Schicht zwischen den ernährenden Zellen und den Wandungen der Eiröhre festzusetzen.

Wie Huxley und Lubbock zuerst dargethan haben, reicht das Protoplasma des Eies häufig in Form eines soliden Stranges nach oben, welcher frei zwischen den ernährenden Zellen endigt und dazu dient, dem Ei das von den letzteren hergestellte Material zuzuführen. Derselbe findet sich in seiner primitivsten Form in dem etwas abweichenden Ovarium von *Coccus*. In diesem Ovarium ist die terminale Kammer von Zellen erfüllt, welche an einer centralen Rhachis befestigt erscheinen wie bei den Nematoden, und die vom Ei ausgehende Verlängerung hängt unmittelbar mit dieser Rhachis zusammen. Dieser Strang ist bei den deutschen Schriftstellern unter dem Namen des Dotterganges bekannt. Obgleich er nicht allgemein in wohlausgebildeter Form vorkommt, so findet sich doch stets eine Stelle, welche das Ei und die Dotterzellen mit einander verbindet, selbst wenn das Follikelepithel zwischen denselben hereinwächst und sie beinah ganz von einander trennt.

Die Anzahl der ernährenden Zellen variirt von zwei (oder einer?) bis auf mehrere Dutzend. Nachdem sie ihr Maximum erreicht haben, atrophiren sie allmählich und werden schliesslich aufgezehrt, ohne jedoch, wie es scheint, unmittelbar mit dem Ei zu verschmelzen. Die beiden Typen der Insectenovarien scheinen in diesem Punkte wesentlich von einander abzuweichen. Bei dem einen Typus entwickeln sich sämmtliche Keimzellen zu Eiern, bei dem andern wird die Quantität so zu sagen zu Gunsten der Qualität aufgeopfert und die grösste Anzahl der Keimzellen erscheint so modificirt, dass sie nur als Nährstoff für einige wenige dienen. Es ist noch unentschieden, ob die

Dotterzellen ihre Dotterpartikelchen selbständig bereiten oder ob sie einfach die Uebertragung der Nährstoffe ins Ei besorgen.

Die Eimembranen der Insecten bieten manchen interessanten Punkt dar, welche jedoch zumeist dem Zwecke dieses Werkes fern liegen. Stets findet sich ein Chorion, welches in Form einer cuticularen Ablagerung von den Follikelzellen gebildet wird und häufig verziert, fein durchbohrt ist u. s. w. und in vielen Fällen eine Mikropyle besitzt, die sich nach LEYDIG am obern Ende des Eies entwickelt.

Die Entstehung derselben an dieser Stelle scheint durch den Umstand veranlasst zu sein, dass der Follikel hier unvollständig ist, so dass die von ihm abgelagerte Cuticularmembran gleichfalls unvollständig werden musste.

Eine wahre Dottermembran lässt sich bei manchen Formen nachweisen (*Donacia* etc.).

ARANEINA.

55) VICTOR CARUS. „Ueber die Entwickl. des Spinneneies." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. II. 1850.

56) v. WITTICH. „Die Entstehung des Arachnideneies im Eierstock, etc." *Müller's Archiv*, 1849.

[Vergl. LEYDIG, BALBIANI, LUDWIG (No. 4), etc.]

Die Eier mancher Araneinen sind bemerkenswerth durch das Vorhandensein des sogenannten Dotterkerns im Ei. Die Eier entwickeln sich aus den den Ovarialsack auskleidenden Epithelzellen. Einige dieser Zellen wachsen bedeutend und ragen nach aussen vor, wobei sie von der structurlosen Membran der Eierstockswandung bedeckt werden. Die Stiele der so gebildeten Vorragungen wenden sich gegen das Lumen des Eierstockes und werden von den Epithelzellen, welche den Ovarialsack auskleiden, umhüllt. Sind die Eier reif, so gelangen sie aus ihren Säcken in die Höhlung des Ovariums. Der Dotterkern, welcher sehr früh auftritt, ist ein solider, im Protoplasma des Eies liegender Körper. Derselbe wird aber nicht bei allen Gattungen der Araneinen gefunden. Bei seiner vollen Entwicklung zeigt er im frischen Zustande eine körnige Structur, allein sehr bald kommt eine unregelmässig concentrische Schichtung zum Vorschein, welche bei Hinzufügung von Reagentien noch deutlicher hervortritt. Nach BALBIANI beschränkt sich diese Schichtung auf die oberflächlichsten Lagen, während sich im Innern ein Körper mit allen Charakteren einer Zelle befindet. Der Dotterkern kann auch noch im beinah reifen Ei entdeckt werden, obgleich er stets verschwindet, bevor die eigentliche Entwicklung beginnt. Wahrscheinlich steht derselbe in Zusammenhang mit der Ernährung des Eies, obgleich bisher noch nichts Bestimmtes über seine Function bekannt geworden ist.

CRUSTACEA.

57) Aug. Weismann. „Ueber die Bildung von Wintereiern bei *Leptodora hyalina.*“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXVII. 1876.

[In Betreff der allgemeinen Literatur siehe Ludwig, No. 4 und Ed. van Beneden, No. 1.]

Unter den zahlreichen interessanten Beobachtungen über die Eier der Crustaceen sollen hier nur diejenigen von Weismann über die Eier von *Leptodora*, einer wohlbekannten Form der Cladoceren, herausgegriffen werden.

Die Entwicklungserscheinungen der Eier zeigen bei dieser Form eine innige Analogie mit denjenigen bei den Insecten.

Das Ovarium wird gebildet 1) aus einem Keimlager, welches an seinem obern Ende kernhaltiges Protoplasma und weiter unten Gruppen von je 4 Keimzellen enthält; 2) aus einem Abschnitt, welcher aus successiven Kammern besteht, deren jede eine Reihe von vier Keimzellen einschliesst. Von diesen vier Zellen entwickelt sich blos die dritte zu einem Ei, die übrigen werden als Nährstoff verbraucht. Dies ist die Entwicklungweise im Sommer. Im Winter dagegen ist die Aufopferung einer grössern Anzahl von Keimzellen zur Ausbildung der Eier erforderlich und es wird demgemäss immer nur ein Ei in jeder zweiten Kammer erzeugt. In denjenigen Kammern, wo sich kein Ei entwickelt, kommt zuerst eine epitheliale Umhüllung rings um die vier Keimzellen zu stande, dann verschmelzen die vier Zellen mit einander und stellen einen kugelförmigen Protoplasmaball dar, von welchem einzelne Theile sich ablösen, um von den ihn umhüllenden Epithelzellen aufgenommen zu werden, die zu gleicher Zeit ihre Kerne verlieren. Ist der ganze centrale Ball auf diese Weise durch die Epithelzellen absorbirt, so werden die letzteren ihrerseits von dem Winterei als Nahrung verzehrt. Das Winterei besteht auf der Höhe seiner Entwicklung aus einer centralen Masse von Nahrungsdotter und einer oberflächlichen Protoplasmaschicht.

CHORDATA.

Urochorda. (Tunicata.)

58) A. Kowalevsky. „Weitere Studien über die Entwicklung der Ascidien.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VII. 1871.

59) A. Kowalevsky. „Ueber d. Entwicklungsgeschichte des *Pyrosoma.*“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XI. 1875.

60) Kupffer. „Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VI. 1870.

61) Giard. „Études critiques des travaux, etc.“ *Archives de Zool. expériment.*, Vol. I. 1872.

62) C. Semper. „Ueber die Entstehung, etc.“ *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg.* Bd. II. 1875.

Cephalochorda.

63) P. Langerhans. „Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*,“ p. 330—333. *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XII. 1876.

Craniata.

64) F. M. BALFOUR. „On the structure and development of the Vertebrate Ovary.“ *Quart. J. of Micr. Science*, Vol. XVIII. 1878.

65) TH. EIMER. „Untersuchungen über die Eier der Reptilien.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VIII. 1872.

66) PFLÜGER. *Die Eierstöcke der Säugethiere u. des Menschen.* Leipzig, 1863.

67) J. FOULIS. „On the development of the ova and structure of the ovary in Man and other Mammalia.“ *Quart. J. of Micr. Science*, Vol. XVI. 1876.

68) J. FOULIS. „The development of the ova, etc.“ *Journal of Anat. and Phys.*, Vol. XIII. 1878—79.

69) C. GEGENBAUR. „Ueber den Bau u. die Entwicklung der Wirbelthiereier mit partieller Dottertheilung.“ *Müller's Archiv*, 1861.

70) ALEX. GÖTTE. *Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1875.

71) W. HIS. *Untersuchungen über das Ei u. die Eientwicklung bei Knochenfischen.* Leipzig, 1873.

72) A. KÖLLIKER. *Entwicklungsgeschichte des Menschen u. d. höheren Thiere.* Leipzig, 1878.

73) J. MÜLLER. „Ueber die zahlreichen Porenkanäle in der Eikapsel der Fische.“ *Müller's Archiv*, 1854.

74) W. H. RANSOM. „On the impregnation of the ovum in the Stickleback.“ *Proc. R. Society*, Vol. VII. 1854.

75) C. SEMPER. „Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc.“ *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, Vol. II. 1875.

[Vergl. LUDWIG, No. 4, ED. VAN BENEDEN, No. 1, WALDEYER, No. 6, etc.].

Das Wachsthum des Eies der Tunicaten zeigt einige noch sehr dunkle Punkte. Wenn das Ei noch ganz jung ist, so stellt es eine nackte Zelle mit einem centralen Kern dar, der einen einzigen grossen Nucleolus enthält. Rings um dasselbe findet man ein abgeflachtes Follikelepithel, eingeschlossen in eine membrana propria folliculi. Die Follikelzellen werden rasch grösser und lassen rings um das Ei eine Umhüllung von der Natur eines Chorions entstehen. Zu gleicher Zeit werden sie häufig würfel- oder selbst säulenförmig und füllen sich mit zahlreichen Vacuolen.

Während oder nach Ablauf der oben erwähnten Veränderungen kommt in der oberflächlichen Protoplasmaschicht des Eies eine Anzahl von gewöhnlich als Mantelzellen bezeichneten Körpern zum Vorschein, welche sich um die Zeit, wo das Ei reif wird, bei manchen Arten als bestimmte Schicht rings um die Peripherie des Eies anordnen. Diese Körper haben ihren Namen von einer Ansicht bekommen, welche wir jetzt als irrthümlich kennen gelernt haben (HERTWIG und SEMPER), dass sie nämlich später in den Mantel oder die Hülle des Embryos auswandern sollten, welche sich um das Ei entwickelt. KOWALEVSKY (No. 58) betrachtet diese Körper als wahre Zellen, hervorgegangen aus einigen Zellen des ursprünglichen Follikelepithels, welche in den Dotter des Eies eindrangen und sich daselbst vermehrten. Von KUPFFER (No. 60), GIARD (No. 61) und FOL werden sie gleichfalls als wahre Zellen beurtheilt; allein nach ihrer Ansicht sollen sie spontan im Dotter entstehen. SEMPER endlich hält sie gar nicht für Zellen, sondern für amoeboide protoplasmatische Körper, welche erst unter dem Einflusse des Seewassers oder eines andern Agens aus dem Dotter ausgepresst werden.

Nach dem letzteren Autor kommen sie im natürlichen Zustande nicht eher zum Vorschein, als bis das Ei vollständig reif ist, obgleich sie auf künstlichem Wege auch zu einer frühern Zeit durch die Wirkung von Reagentien oder durch Seewasser hervorgerufen werden können. Sind sie im natürlichen Verlauf der Dinge entstanden, so erleidet dabei der Dotter eine Zusammenziehung. Sie sind ohne eine wahrnehmbare Function und spielen auch keine Rolle in der Entwicklung des Embryos. SEMPER's Ergebnisse sind allerdings sehr eigenthümlich, allein wegen der sorgfältigen Beobachtung, welche seine ganze Arbeit verräth, verdienen sie ohne Zweifel einige Beachtung. Immerhin sind fernere Untersuchungen sehr erwünscht. KOWALEVSKY hält auf Grund seiner Forschungen über *Pyrosoma* (No. 59) an seiner ersten Meinung fest, obgleich er die Ansicht fallen lässt, dass diese Zellen etwas mit der Bildung des Mantels zu thun hätten.

Während das Ei durch den Eileiter vorrückt, wachsen die vacuolenhaltigen Follikelzellen in sehr sonderbare lange Fortsätze oder Zotten aus. Bei *Ascidia canina* werden diese Fortsätze so lang wie der ganze Durchmesser des Dotters (KUPFFER, No. 60).

Bei *Amphioxus* und den Craniaten entwickeln sich die Eier ganz wie bei den Chaetopoden, Gephyreen u. s. w. aus specialisirten Keimzellen des Peritonealepithels.

Bei *Amphioxus* zerfällt das Keimepithel, welches den wesentlichsten Theil des Ovariums ausmacht, in eine Anzahl Segmente, während bei den Craniaten eine solche Theilung nicht zu beobachten ist.

Bei jungen Individuen von *Amphioxus* befinden sich die Fortpflanzungsorgane in einem indifferenten Zustande und die beiden Geschlechter lassen sich noch nicht von einander unterscheiden. Sie stellen dann isolirte, hufeisenförmige Zellmassen dar, welche an der Basis der Myotomen, in den Zwischenräumen zwischen den einzelnen Segmenten ihre Lage haben und sich vom hintern Ende des Kiemensackes bis zum Abdominalporus erstrecken. Sie liegen in der eigentlichen Leibeshöhle und werden von der Peritonealmembran umhüllt. Jede Fortpflanzungsmasse ist anfänglich solid und besteht aus einer äussern Schicht mehr abgeflachter und einer innern Masse grosser rundlicher oder polygonaler Zellen. In ihrem Innern tritt in etwas späterer Zeit eine centrale Höhle auf. Nachdem diese Höhlung zum Vorschein gekommen ist, lassen sich auch die Geschlechter nach dem verschiedenen Verhalten ihrer Zellen unterscheiden.

Bei allen Craniaten stellt das Ovarium einen paarigen Wall dar, (sofern er nicht durch Verkümmerung oder Verschmelzung einfach geworden ist), welcher durch ein Mesenterium an der dorsalen Wandung einer mehr oder weniger ausgedehnten Strecke der Bauchhöhle befestigt wird. Dieser Wall ist anfänglich in beiden Geschlechtern durchaus gleich und tritt in einer sehr frühen Periode des embryonalen Lebens auf. Er wird im wesentlichen aus einer Verdickung des Peritonealepithels gebildet und bei den Knochenfischen, den Ganoiden (?) und Amphibien bleibt das Ovarium während des ganzen embryonalen

Lebens nahezu in diesem Zustande, obgleich sich auch schon eine kleine Hervorragung des benachbarten Stromas bildet. Bei andern Craniaten wird der Wall, obgleich er anfänglich dieselbe Beschaffenheit besitzt, sehr bald viel stärker vorragend und es entsteht ein in das Keimepithel eingeschlossener centraler Kern von Stroma (Fig. 18).

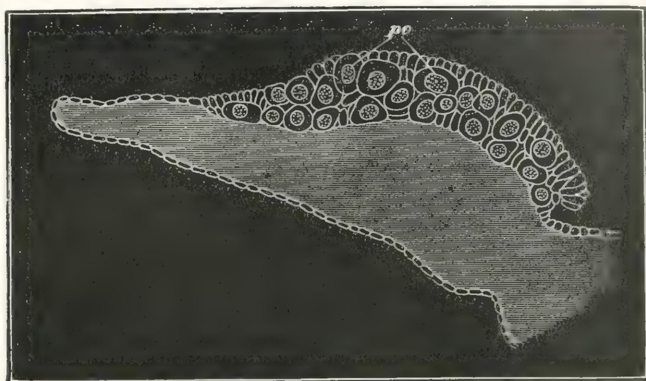


Fig. 18. Querschnitt durch den Eierstock eines jungen Embryos von *Scyllium canicula*, um die primitiven Keimzellen (*po*) zu zeigen, welche in dem Keimepithel an der Aussenseite des Ovarialwulstes liegen.

Das verdickte Keimepithel gibt nun (beim weiblichen Thiere) den Eiern und dem Follikelepithel den Ursprung. Mag der Genitalwulst mit einem Kerne von Stroma versehen sein oder nicht, jedenfalls steht das Keimepithel immer auf der einen Seite mit dem Stroma in Berührung, von welchem es anfänglich durch eine deutlich wahrnehmbare Grenzlinie geschieden wird; allein nach einer gewissen Zeit erscheinen zahlreiche Gefässwucherungen von dem Stroma her, welche sich durch alle Theile des Keimepithels hindurch verbreiten und dasselbe zu einem schwammartigen Gebilde auflösen, das nun aus einem Netzwerk von Keimepithel und dasselbe durchdringenden gefässhaltigen Strängen des Stromas besteht. Die einzelnen Balken des Keimepithels stellen die Eiröhren von Pflüger dar.

In Betreff der Vertheilung des Stromas im Keimepithel lässt sich im allgemeinen sagen, dass eine specielle Schicht unmittelbar an der Oberfläche des Ovariums liegt, welche, nachdem die Bildung neuer Eier beinah aufgehört hat, eine oberflächliche Lage des Keimepithels vollständig von dem tiefern und grössern Theil desselben absondert. Die oberflächliche Lage wird häufig (allein irrthümlicher Weise) so aufgefasst, als ob sie die gesammte Masse des Keimepithels darstellte. Die Schicht von Stroma unterhalb des oberflächlichen Epithels bildet im Eierstock der Säugethiere die Tunica albuginea. Wenn sich die Follikel in den Balken des Keimepithels ausbilden, so wächst das Stroma rings um dieselben herum und bildet für jeden derselben eine besondere Tunica.

Die ausgewachsenen Eierstöcke unterscheiden sich ebenso wie die embryonalen Genitalwülste hinsichtlich des Vorhandenseins eines Kernes von Stroma. Die Ovarien, welche eines solchen Kernes im Embryo entbehren, besitzen denselben auch im erwachsenen Zustand nicht, sondern bestehen aus einer doppelten Gewebeschicht, welche ausschliesslich von dem Keimepithel mit Auswüchsen des Stromas abstammt und sich zum grössten Theil aus Eiern in allen Stadien der Entwicklung zusammensetzt. Bei den übrigen Ovarien zeigt sich ein Hilus von Stroma, die Zona vasculosa, nach innen von der eiertragenden Region.

Bei den Säugethieren erreicht die Zona vasculosa im Verhältniss zum Eierstock selbst ihr Maximum, während sie bei Vögeln und Reptilien verhältnissmässig viel weniger entwickelt ist. Bei diesen Formen bedeckt das Keimepithel die ganze Oberfläche des Eierstockes. Bei den Elasmobranchiern ist der Bau des Eierstockes etwas abweichend in Folge des Vorhandenseins einer grossen Masse eigenthümlichen lymphatischen Gewebes im Eierstockswulst, welches kein Homologon bei den andern Ovarien findet, und noch mehr in Folge der Thatsache, dass sich das eigentliche Keimepithel bei den meisten Formen auf die äussere Fläche des Ovariums beschränkt, auf welcher es eine Schicht verdickten Epithels beim Embryo (Fig. 18) und von eierhaltigem Gewebe beim Erwachsenen bildet.

Im Ovarium der Säugethiere und Reptilien und möglicherweise auch anderer Formen beobachtet man während des embryonalen Lebens in der Zona vasculosa Stränge von epithelialem Gewebe, welche von den Malpighi'schen Körpern herstammen. Diese Stränge haben beim Weibchen keine Function, tragen aber beim Männchen dazu bei, die Samencanälchen zu bilden.

Wenden wir uns zur Entwicklung der Eier, so erscheint es abermals am passendsten, zwischen *Amphioxus* und den Craniaten zu unterscheiden.

Bei *Amphioxus* kennzeichnen sich die Keimzellen, welche zu Eiern zu werden bestimmt sind, von Anfang an durch die bedeutendere Grösse ihrer Keimbläschen und durch das Vorhandensein gewisser lichtbrechender Körnchen in ihrem Protoplasma. Sie vergrössern sich später rasch und bilden Hervorragungen an der Oberfläche des Ovariums, welche bis zu drei Viertheilen ihres Umfanges von den flachen Epithelzellen der Peritonealmembran umhüllt werden, die somit eine Art von Follikel bilden. Werden die Eier reif, so lagern sich Dotterkörnchen in ihrem Protoplasma ab, zuerst in der oberflächlichen Lage und später in der ganzen Masse. Das Keimbläschen wandert gleichfalls vom Mittelpunkt nach der Oberfläche. Eine Dottermembran entsteht erst, wenn das Ei reif ist.

Bei den Craniaten entwickeln sich die Eier aus den Zellen des Keimepithels. Bei den Typen mit grösseren Eiern *(Teleostei, Elasmobranchii, Amphibia, Reptilia, Aves)* werden in einer sehr frühen Periode, manchmal (Elasmobranchier) sogar vor der Bildung des Keim-

wulstes, einige der Zellen, welche zu Eiern zu werden bestimmt sind, durch ihre bedeutende Grösse und den Besitz reichlichen, klaren Protoplasmas und eines grossen kugeligen körnchenreichen Nucleus kenntlich (Fig. 18, *po*). Solche Specialzellen bilden dann primitive Keimzellen und sind beiden Geschlechtern gemeinsam.

Längere Zeit nach ihrem ersten Auftreten bleiben diese Zellen in ihrer Entwicklung auf gleicher Stufe stehen; allein ihre Zahl nimmt zu, theilweise, wie es scheint, durch Hinzutreten neuer und theilweise durch Theilung. In Folge des letzteren Processes kommt es dahin, dass die Keimzellen kleine Haufen oder Nester zusammensetzen. Die folgende Beschreibung der ferneren Veränderungen dieser Zellen im weiblichen Thiere bezieht sich zwar in erster Linie auf die Elasmobranchier, gilt aber in den meisten Hinsichten eben so gut auch für die übrigen Typen.

Es erscheint am geeignetsten, zwei Arten zu unterscheiden, wonach die primitiven Keimzellen sich in dauernde Eier umwandeln können, obgleich der morphologische Unterschied zwischen diesen beiden Arten nicht von grosser Wichtigkeit ist.

Bei der ersteren Art vereinigt sich das Protoplasma aller in ein solches Nest zusammengedrängten Zellen zu einer einzigen Masse, welche die Kerne der ursprünglich selbständigen Eier enthält (Fig. 19, *nn*). Die Kerne des Nestes nehmen dann an Zahl zu,

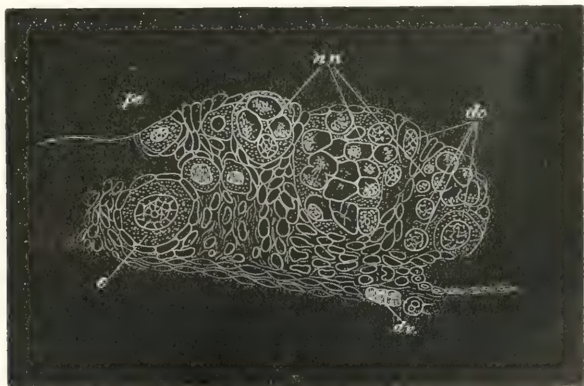


Fig. 19. Querschnitt durch einen Theil des Keimepithels des Ovariums von *Scyllium* zu der Zeit, wo die primitiven Keimzellen sich in Eier umwandeln.

nn. Nester von zusammengehäuften Keimzellen. Die Kerne der letzteren sind in ungetheiltes Protoplasma eingebettet. *do*. in der Entwicklung begriffene Eier. *o*. ein Ei mit seinem Follikel. *po*. primitive Keimzelle. *dv*. Blutgefässe.

wahrscheinlich durch Theilung, und zu gleicher Zeit gewinnt auch das Nest an Grösse. Während die Zahl der Kerne sich steigert, erleiden auch diese selbst wichtige Veränderungen. Es tritt eine Sonderung ihres Inhalts ein, indem der körnige Theil (die Kernsubstanz) eine der Innenseite der Kernmembran an einer Stelle innig anliegende Masse bildet, während der Ueberrest des Kernes sich mit

einer klaren Flüssigkeit erfüllt. Der ganze Nucleus nimmt zu gleicher Zeit etwas an Grösse zu. Die körnige Masse erlangt allmählich eine sternförmige Gestalt und wird schliesslich zu einem schönen Netzwerk von demselben Charakter, wie er von den Kernen her so wohl bekannt ist (Fig. 19, *do*). Es sind zwei oder drei besondere Kernkörperchen vorhanden und bilden die Knotenpunkte des Netzwerkes, während seine Maschen mit den klaren flüssigen Bestandtheilen des Kernes erfüllt sind. Jedoch erleiden nicht alle Kerne die obenerwähnten Veränderungen, sondern einige derselben bleiben in ihrer Entwicklung stehen, fallen der Atrophie anheim und scheinen schliesslich von dem Protoplasma des Nestes als Nährmaterial aufgesogen zu werden. Solche Kerne im Zustande der Degeneration sind in Fig. 19 dargestellt. Auf diese Weise gelangen schliesslich nur wenige Kerne innerhalb eines Nestes zu vollständiger Entwicklung. Anfänglich ist das Protoplasma des Nestes klar und durchsichtig, allein je weiter die Kerne ihre Veränderungen durchmachen, desto körniger wird das Protoplasma und eine ganz besonders grosse Menge körnigen Protoplasmas findet sich gewöhnlich rings um die am weitesten entwickelten Kerne, welche sich nebst ihrem Protoplasma allmählich schärfer vom übrigen Neste abgrenzen und die dauernden Eier darstellen (Fig. 19, *do*). Die relative Zahl der Eier, welche sich aus einem einzigen Neste entwickeln können, unterliegt grossen Schwankungen. Aber der Zweck dieser ganzen Erscheinung der Verschmelzung primitiver Eier und der darauf folgenden Atrophie einiger derselben läuft darauf hinaus, für eine kleine Anzahl von ihnen die nöthige Nahrung zu schaffen.

Bei der zweiten und selteneren Entwicklungsart dauernder Eier aus primitiven Keimzellen erleiden die Kerne und das Protoplasma dieselben Veränderungen wie bei der ersten Art, aber die Zellen bleiben entweder isolirt und stellen niemals Theile eines Nestes dar, oder sie bilden wohl ein Nest, in welchem aber nicht die Verschmelzung von Protoplasma Platz greift, sondern in welchem sich sämmtliche Zellen zu dauernden Eiern entwickeln.

Die isolirten Eier und Nester liegen während aller der geschilderten Veränderungen mitten unter den gewöhnlichen undifferenzirten Zellen des Keimepithels; sobald aber ein dauerndes Ei sich ausgebildet hat, ordnen sich die dasselbe umgebenden Zellen als besondere Schicht rings um dieses an und erzeugen auf diese Weise das Epithel des Follikels (Fig. 19, *o*). Die Auswüchse des Stromas in das Keimepithel hinein kommen bald nach der Bildung der ersten Follikel zum Vorschein.

Säugethiere. Die Entwicklung des Eierstocks bei den Säugethieren unterscheidet sich von der eben beschriebenen Art hauptsächlich darin, dass die Ausbildung primitiver Keimzellen aus den indifferenten Zellen des Keimepithels zu einer verhältnissmässig viel späteren Zeit erfolgt.

Das Stroma wächst in das Keimepithel hinein, während dasselbe immer noch aus rundlichen indifferenten Zellen gebildet ist, und zer-

legt dasselbe, wie oben beschrieben wurde, in einzelne Balken. Zu einer späteren Zeit gestaltet sich eine Anzahl der Zellen in der tiefern Schicht des Epithels sowohl als gewisse Zellen im oberflächlichen Abschnitt zu primitiven Keimzellen um, während alle übrigen kleiner werden und zur Bildung der Follikelzellen bestimmt sind.

Die ansehnlichsten primitiven Keimzellen liegen in der oberflächlichen Epithelschicht. Die primitiven Keimzellen in den tiefern Schichten des Keimepithels dagegen sind lange nicht so deutlich ausgebildet wie bei den meisten andern Craniaten, so dass es in den meisten Fällen sogar schwierig wird, über ihre Bestimmung ins Klare zu kommen, bevor ihr Kern seine charakteristische Umwandlung zu erleiden beginnt.

Der Uebergang der primitiven Eier in dauernde Eier findet bei den Säugethieren auf gleiche Weise statt wie bei den Elasmobranchiern, mit Ausnahme des Punktes, dass die Verschmelzung der primitiven Eier zu vielkörnigen Massen viel seltener vorkommt. Die Bildung der anfänglich ganz einfachen Follikel greift Platz, während die Eier noch in grossen Massen zusammengehäuft sind, und die ersten Follikel treten in den innersten Partien des Keimepithels auf. Bald nach ihrer Bildung werden die Follikel durch Bindegewebswucherungen isolirt.

Post-embryonale Entwicklung der Eier.

Die Eier der Wirbelthiere unterscheiden sich ungemein in Grösse und Structur. Die Unterschiede in der Grösse hängen von der Menge des Nahrungsdotters ab. Bei *Amphioxus* und den Säugethieren, bei welchen die Eier am kleinsten sind, vertheilt sich der verhältnissmässig unbedeutende Betrag an Nahrungsdotter gleichförmig durch das ganze Ei. Eine grössere Menge desselben ist in den Eiern der Amphibien, Marsipobranchier und Teleostier vorhanden und eine ungeheure Entwicklung zeigt derselbe in den Eiern der Elasmobranchier, der Reptilien und der Vögel.

Der Nahrungsdotter nimmt seinen Ursprung von einer Differenzirung des Protoplasmas des Eies. Er entsteht in Form einer Anzahl kleiner, stark lichtbrechender Partikelchen in einer nur wenig unter der Oberfläche gelegenen Schicht.

Im Säugethierei verbreiten sich diese Partikelchen durch das Protoplasma des Eies, aber erreichen keine irgend ansehnliche Entwicklung. Bei andern Formen verhält sich diese sehr verschiedenartig. Bei den Elasmobranchiern scheinen die lichtbrechenden Körperchen sich zu Bläschen zu entwickeln, in deren Innerem solide ovale oder sogar rechteckige, stark lichtbrechende Gebilde entstehen, in deren Substanz gewöhnlich eine Schichtung zu beobachten ist, welche ihnen ein nicht sehr von demjenigen eines gestreiften Muskels verschiedenes Aussehen verleiht. Bei den Teleostiern nimmt der Dotter bei den einzelnen Formen ausserordentlich abweichende Besonderheiten an. Häufig besteht er aus grössern oder kleineren Bläschen, welche in ihrem Innern andere Körper ein-

schliessen. Geschichtete Platten gleich denen der Elasmobranchier sind gleichfalls nicht selten. Im reifen Ei der Teleostier löst sich der Nahrungsdotter gewöhnlich zu einer grossen Dotterkugel auf, welche den grössern Theil des Eies einnimmt und aus einer stark lichtbrechenden Masse besteht, die bei Zusatz von Wasser gerinnt. Sie enthält in vielen Fällen einen oder mehrere lichtbrechende Körper, welche als Oelkugeln bezeichnet worden sind, und wird von einer körnigen Protoplasmaschicht umhüllt, die mit der Keimscheibe in Zusammenhang steht, in welcher letzteren häufig eine Anzahl normaler Dotterkügelchen zu beobachten ist. Im Ei des Härings [1]) findet sich keine gesonderte umhüllende Protoplasmaschicht oder Keimscheibe bis nach der Befruchtung, aber das Ei besteht aus einer oberflächlichen Schicht mit winzigen Dotterkügelchen und einer centralen Masse mit grössern Dotterkugeln.

Bei den Amphibien tritt der Dotter häufig in Form ovaler oder vierseitiger Platten auf. Bei den Reptilien stellen die Dotterkügelchen Bläschen dar, welche einigermaassen den weissen Dotterkugeln der Vögel gleichen, aber in der Regel ohne die stark lichtbrechenden Körper in ihrem Innern. Die eigenthümliche und verwickelte Anordnung und Structur des weissen und gelben Dotters bei den Vögeln ist in den „Grundzügen der Embryologie" ausführlich beschrieben worden, weshalb hier nur beigefügt zu werden braucht, dass sich der Dotter bei den Vögeln auf die gleiche Weise entwickelt wie bei den übrigen Typen und dass anfänglich sämmtliche Dotterkörnchen in der Form des weissen Dotters erscheinen. Die gelben Dotterkügelchen sind nur eine besondere Modification der weissen Dotterkugeln, welche verhältnissmässig spät in der Entwicklung des Eies auftritt (Fig. 20).

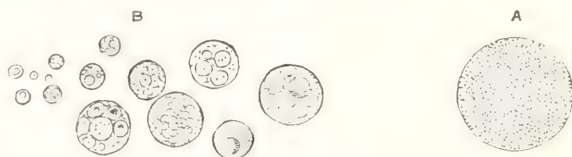


Fig. 20. Dotterelemente aus dem Hühnerei.
A. Gelber Dotter. *B.* Weisser Dotter.

In den Eiern zahlreicher Amphibien kommt eine dunkle, körnige, als Dotterkern bezeichnete Masse zum Vorschein und es wird angenommen, jedoch ohne sehr klare Beweise hiefür, dass sie mit der Bildung des Dotters in Zusammenhang stehe.

Ein Körper in Form einer Schale, welche einen dunklen Kern einschliesst, der vielleicht von gleicher Natur ist, wurde von Eimer im Ei der Reptilien beschrieben. Derselbe löst sich schliesslich in eine Anzahl eckiger Fragmente auf. Bei den Elasmobranchiern kommt vielleicht ein ähnlicher Körper vor.

Der eben beschriebene Nahrungsdotter ist in die active protoplasmatische Portion des Eikörpers eingebettet. Im Ei der Säuge-

[1]) Kupffer, *Laichen und Entwicklung des Ostseehärings.* Berlin, 1878.

thiere vertheilt sich dieser Nahrungsdotter nahezu gleichförmig, allein in allen übrigen Craniateneiern concentrirt sich das Protoplasma des Eies vorzugsweise an dem einen Pol, welcher als oberer oder als animaler Pol bezeichnet wird, der Nahrungsdotter dagegen vorzugsweise am entgegengesetzten Pole. Das Ei des Härings bildet eine scheinbare Ausnahme von dieser Behauptung, insofern als die Concentration des Protoplasmas, um die Keimscheibe zu bilden, nicht eher Platz greift als nach der Befruchtung. Bei den Amphibien kennzeichnet sich der animale Pol hauptsächlich durch die geringere Grösse der Dotterkügelchen, aber bei den meisten andern Formen ist ein kleiner Theil des Eies in der Gegend des Keimbläschens nahezu frei von Dotterkügelchen und bildet dann einen mehr oder weniger specialisirten Abschnitt, welcher als Keimscheibe unterschieden wird. Bei den Vögeln, Reptilien und Elasmobranchiern geht die Keimscheibe ganz unmerklich in den Dotter über, während sie bei den Teleostiern viel schärfer abgegrenzt ist und sich mehr oder weniger vollständig rings um die Peripherie des Eies fortsetzt. Bei den Eiern mit wahrer Keimscheibe ist es diese allein, welche die Furchung durchmacht. Das Protoplasma der Wirbelthiereier bietet häufig einen netzförmigen oder schwammigen Bau dar (Fig. 21) und zwar dient das Netzwerk in vielen Fällen, z. B. bei den Elasmobranchiern und Reptilien dazu, die Dotterkugeln zusammenzuhalten. Bei der Schleie hat BAMBEKE beobachtet, dass dasselbe in die Dotterkugel eindringt.

In den Eiern der Craniaten findet man allgemein ein mit zahlreichen Nucleolis versehenes Keimbläschen. Bei *Amphioxus* und *Petromyzon* jedoch besteht nur ein einziger Nucleolus und bei den Säugethieren findet man gewöhnlich einen eigentlichen Nucleolus und zwei oder drei accessorische. Das entgegengesetzte Extrem wird bei manchen Knochenfischen erreicht, wo die Nucleoli ausserordentlich zahlreich sind. Das protoplasmatische Netzwerk des embryonalen Keimbläschens kann in vielen Fällen bestehen bleiben, bis das Ei nahezu reif ist, gewöhnlich aber nimmt es eine stark körnige Form an. Anfänglich hängt es mit den Nucleolis zusammen, welche die Knotenpunkte desselben darstellen; allein in den spätern Stadien lassen sich diese Beziehungen nicht immer nachweisen. Eine Membran, welche bei den grösseren Eiern sehr dick werden kann, ist stets rings um das Keimbläschen vorhanden. Sie soll bei einigen Reptilieneiern durchbohrt sein (EIMER). Was die Lage des Keimbläschens betrifft, so befindet sich dasselbe anfänglich im Mittelpunkte des Eies, wandert aber stets mit der Zeit nach dem animalen Pole hin und erleidet, wenn es reif geworden ist, mancherlei Veränderungen, die im nächsten Capitel ausführlicher dargelegt werden.

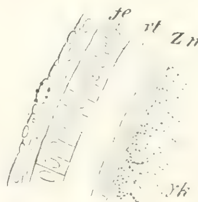


Fig. 21. Querschnitt durch einen kleinen Theil der Oberfläche eines Eies von einem unreifen Weibchen von *Scyllium canicula*.
fe. Follikelepithel. *vt.* Dotterhaut. *Zn.* Zona radiata. *yk.* Dotter mit protoplasmatischem Netzwerk.

In den Eiern mit einem grossen Antheil von Nahrungsdotter nimmt es sehr früh eine excentrische Lage ein.

Die Homologien der primären Eihäute der Craniaten sind immer noch in ein gewisses Dunkel gehüllt. Es scheinen drei Membranen vorhanden zu sein, welche alle neben einander bestehen können und von denen mindestens eine oder zwei beinah immer vorkommen. Diese Membranen sind:

1) Zu äusserst eine gewöhnlich homogene, nicht durchbohrte Membran, die von den meisten Autoren als ein Chorion beurtheilt wird, die aber wahrscheinlich eine Dotterhaut darstellt, mit welchem Namen ich sie in Zukunft bezeichnen werde.

2) Eine radiär gestreifte Membran (nach innen von der ersteren, wenn beide zugleich vorhanden sind), welche in eine Reihe gesonderter Säulen zerfallen kann. Diese verleihen der Membran ihre radiäre Streifung, es ist aber wahrscheinlich, dass zwischen den Säulen noch hinlänglich grosse Poren vorhanden sind, um den Durchtritt von protoplasmatischen Fäden zu gestatten. Diese Membran soll als Zona radiata bezeichnet werden. Dieselbe ist eine Differenzirung der äussersten Dotterschicht.

3) Innerhalb der Zona radiata findet man gelegentlich noch eine dritte und sehr zarte Membran, ganz besonders wenn das Ei sich der Reife nähert.

Bei den Elasmobranchiern ist die erste sich ausbildende Membran die Dotterhaut, welche in manchen Fällen vor der Entstehung des Follikels auftritt, eine Thatsache, welche zu beweisen scheint, dass sie in Wirklichkeit als Differenzirung des Protoplasmas des Eies entsteht. Bei den meisten Elasmobranchiern erlangt diese Haut eine sehr bedeutende Entwicklung. Eine Zona radiata ist ziemlich allgemein, wenn nicht durchweg bei den Elasmobranchiern vorhanden, tritt aber zu einer späteren Zeit auf als die Dotterhaut (Fig. 21, *Zn*). Die Zona radiata schwindet stets wieder, lange bevor das Ei die Reife erlangt. Die Dotterhaut atrophirt gleichfalls allmählich, obgleich sie immerhin viel länger bestehen bleibt als die Zona radiata. Wenn das Ei von dem Eileiter aufgenommen wird, so ist bereits jede Spur von beiden Membranen verschwunden. Bei den Reptilien beobachtet man genau dieselbe Anordnung der Membranen wie bei den Elasmobranchiern, nur dass in der Regel die Zona radiata verhältnissmässig noch bedeutender ist. Die Dotterhaut ist dünn, ausgenommen bei den Crocodilinen. Die dritte und innerste Membran kommt nach Eimer bei manchen Reptilien vor. Bei Vögeln sind sowohl Dotterhaut als Zona radiata vorhanden, aber die letztere atrophirt sehr früh und lässt nur die erstere als die einzige Membran übrig, wenn das Ei reif ist.

Bei den Knochenfischen fehlt die Dotterhaut in der Regel, sie kann aber vielleicht in einzelnen Fällen, z. B. bei dem Barsch, unvollkommen angedeutet sein. Im reifen Ei des Härings findet sich ausserhalb der Zona radiata eine deutlich entwickelte Membran, welche wahrscheinlich eine Dotterhaut darstellt. Die Zona radiata erlangt

eine sehr starke Ausbildung und ist gewöhnlich an ihrer äusseren Fläche mit Buckeln verschiedener Gestalt versehen. Eine zarte, nach innen darauf folgende Membran — meine dritte Membran — ist oft beschrieben worden, aber es bestehen noch einige Zweifel über ihre Existenz. In manchen Fällen hat man sogar eine äussere, weniger körnige Schicht des Eies selbst als besondere Membran beschrieben. Beim Barsch kommt eine eigenthümliche schleimige Kapsel, welche von unregelmässig verzweigten Fortsätzen der Follikelzellen durchbohrt wird, neben den gewöhnlichen Membranen vor. Bei *Petromyzon* scheint eine Zona radiata vorhanden zu sein, welche sich bei den Erwachsenen in zwei Schichten spaltet, deren jede nach CALBERLA radiär gestreift ist, während nach KUPFFER und BENECKE die äussere keine Durchbohrungen zeigt und daher die gewöhnliche Dottermembran zu repräsentiren scheint, wie sie oben beschrieben wurde. Eine zarte Membran bildet sich in einer verhältnissmässig späten Periode rings um die Eier der Amphibien und zeigt, wie nachgewiesen wurde (WALDEYER, No. 6, und KOLESSNIKOW), eine zarte radiäre Streifung. Wahrscheinlich entspricht sie der Zona radiata.

Bei den Säugethieren wird allgemein das Vorhandensein einer radiär gestreiften Membran — der Zona radiata — angegeben und nach innen davon ist in dem nahezu reifen Ei eine zarte Membran von E. VAN BENEDEN nachgewiesen worden. Ausserhalb der Zona radiata lässt sich eine körnige Membran beobachten, welche an ihrer äusseren Oberfläche, auf die sich die Zellen des Discus stützen, unregelmässig erscheint. Diese Membran grenzt sich mehr oder weniger deutlich von der Zona radiata ab, und wenn man ihre Entwicklung rückwärts verfolgt, so kommt es einem sehr wahrscheinlich vor, dass sie das Ueberbleibsel einer in dem sehr jungen Ei zuerst gebildeten Membran und demnach also die Dottermembran ist.

Eine Mikropyle (welche zuerst durch RANSOM No. 74 entdeckt wurde) findet sich bei einer grossen Anzahl von Knochenfischen und bei *Petromyzon* (CALBERLA). KUPFFER und BENECKE haben jedoch Zweifel über ihr Vorhandensein bei der letzteren Form ausgesprochen und auf jeden Fall scheint sie nur die Zona radiata zu durchbohren. Bei den Knochenfischen, bei welchen man sie aufgefunden hat — Salmoniden, Perciden (*Gasterosteus*), Clupeiden u. s. w. — stellt sie eine winzige Durchbohrung der Zona radiata am animalen Pole dar, welche nur eben gross genug ist, um ein einzelnes Spermatozoon durchzulassen. Ihre Merkmale weichen in den verschiedenen Fällen etwas von einander ab, aber gewöhnlich ist eine flache Eintiefung zu beobachten, in deren Centrum sie ihre Lage hat.

Die Eier aller Craniaten [mit Ausnahme von *Petromyzon* (?)] scheinen von einer zelligen, als Follikel bekannten Umhüllung eingeschlossen zu werden. Die Zellen, welche denselben bilden, stammen, wie bereits erklärt wurde, vom Keimepithel ab [1]) und häufig ordnen

[1]) Hinsichtlich der verschiedenen Ansichten, welche FOULIS, KÖLLIKER u. s. w. hierüber ausgesprochen haben, wird der Leser auf die Schriften dieser Autoren

sie sich rings um das Ei an, bevor noch die Auswüchse des Stromas in das Epithel hinein zum Vorschein kommen. Alle jungen Follikel sehen sich ziemlich gleich, wenn sie aber älter werden, so bieten sie in den verschiedenen Gruppen mancherlei Modificationen dar. Seinen einfachsten Zustand in Gestalt einer flachen Epithelschicht behält er bei den meisten Knochenfischen und Amphibien. Die meisten andern Formen zeigen die Zellen zu einer gewissen Zeit in Form von Säulen und allgemein in zwei oder mehreren Schichten angeordnet. Ausserhalb des Epithels bildet sich eine zarte Membran — die membrana propria folliculi — welche ihrerseits von einer gefässhaltigen bindegewebigen Scheide umhüllt wird.

Bei den Elasmobranchiern und vielen Reptilien *(Lacertilia, Ophidia)* werden einige dieser Zellen viel grösser als die übrigen und nehmen die Gestalt einer Keule an, deren dünnes Ende mit der Eihaut in Berührung steht. Diese grossen Zellen, welche in dem Epithel eine regelmässige Anordnung zeigen, hängen wahrscheinlich auf irgend eine Weise mit der Ernährung zusammen. Sie sind auch nur in den mit grossem Dotter versehenen Eiern aufgefunden worden. Verschiedene Beobachter haben Fortsätze der Follikelzellen durch die Poren der Zona radiata hindurch bei den Vögeln, Reptilien und Knochenfischen beschrieben.

Die merkwürdigste Modification des Follikels ist diejenige, welche man bei den Säugethieren gefunden hat. Anfänglich ist der Follikel demjenigen der übrigen Wirbelthiere ähnlich, indem er aus flachen Zellen besteht, welche von den die Nachbarschaft des Eies bildenden Keimzellen abstammen. Diese Zellen werden zunächst säulenförmig und dann lagern sie sich in eine oder zwei Schichten. Später werden sie auf der einen Seite dicker als auf der andern und es tritt in der verdickten Masse eine Höhlung auf, welche sich immer weiter ausdehnt und mit einer eiweisshaltigen Flüssigkeit erfüllt wird. Indem die Höhlung sich vergrössert, stellt das Ei mit mehreren Zellenschichten rings um dasselbe herum eine in erstere einspringende Vorragung dar. Das ganze Gebilde nebst seiner Tunica ist unter dem Namen des GRAAF'schen Follikels bekannt. Die Follikelzellen werden als membrana granulosa und der Vorsprung, in welchem das Ei liegt, als discus oder cumulus proligerus bezeichnet. Die in unmittelbarer Berührung mit dem Ei stehenden Zellen des Discus bilden in der Regel eine mehr oder weniger eigenthümlich gestaltete Schicht und sind etwas stärker säulenförmig als die benachbarten Zellen.

Die Samenzelle (Spermatozoon.)

Obgleich sich nicht bezweifeln lässt, dass die Samenzelle in den meisten Fällen eine ebenso wichtige Rolle wie das Ei spielt, so weit

verwiesen. Die Gründe für die hier vorgetragene Ansicht findet man in meiner Abhandlung (No. 64).

es sich um die Beeinflussung der Charaktere des Organismus handelt, welcher sich aus dem Verschmelzungsproducte des Eies und der Samenzelle entwickelt, so hat doch die wirkliche Form der Samenzelle nicht gleich derjenigen des Eies einen secundären Einfluss auf die ersten Phasen der Entwicklung. Eine vergleichende Geschichte der Samenzelle ist daher für meinen Zweck von geringerer Wichtigkeit als diejenige des Eies und ich werde mich deshalb auf wenige Bemerkungen über ihren allgemeinen Bau und ihre Wachsthumsweise beschränken. Der allererste Ursprung der männlichen Keimzellen und ihre Beziehung zu den samenbildenden Zellen wird im zweiten Theile dieses Werkes behandelt werden.

Obschon die winzige Grösse der meisten Spermatozoen einer befriedigenden Untersuchung derselben grosse Hindernisse in den Weg legt, so kann doch kaum bezweifelt werden, dass sie stets den Werth von Zellen haben. In der ungeheuren Mehrzahl der Fälle setzt sich die Samenzelle oder das Spermatozoon zusammen erstens aus einem kugel- oder eiförmigen Abschnitt, welcher als Kopf bezeichnet wird und aus einem Kerne besteht, der in eine ausserordentlich zarte Protoplasmaschicht eingehüllt ist, und zweitens aus einer beweglichen protoplasmatischen Geissel, dem sogenannten Schwanz, welcher zusammen mit der den Kopf umhüllenden Schicht den Zellkörper darstellt.

Wie sich von vornherein vermuthen lässt, sind die Proportionen, die Grösse und die Beziehungen der Theile des Spermatozoons zu einander starken Schwankungen unterworfen. Häufig ist der Kopf ausserordentlich verlängert und in vielen Fällen geschieht es vielmehr aus theoretischen Gründen, als dass man sich auf wirkliche Beobachtungen stützen könnte, wenn man behauptet, dass sich eine protoplasmatische Schicht rings um den Kern herum fortsetze, welcher den hauptsächlichen Theil des Kopfes ausmacht. Bei manchen der verlängerten Formen von Spermatozoen, z. B. bei Insecten, besteht zwischen Kopf und Schwanz kein scharfer Unterschied ausser im Charakter des Protoplasmas. Häufig ist auch zwischen diesen beiden Theilen ein Bindeglied eingeschoben, welches jedoch aus demselben Material zu bestehen scheint wie der Schwanz und manchmal eine Verdickung an dem letzteren unmittelbar unterhalb des Kopfes bildet *(Amphioxus)*. Eine sehr bemerkenswerthe Modification findet man bei zahlreichen Amphibien, Reptilien und Säugethieren. Bei diesen Typen fügt sich nämlich dem Theil, welcher den gewöhnlichen Schwanz darzustellen scheint, eine zarte Membran an, deren äusserer Rand verdickt ist und eine Art secundären Fädchens bildet. Bei den lebenden Spermatozoen findet sich dieses Fädchen im Zustande fortwährender Bewegung und die Membran windet sich spiralförmig um den Schwanz herum.

In der Mehrzahl der Formen zeigt der Schwanz des lebenden Spermatozoons schwingende wimperartige Bewegungen. Bei zwei Gruppen jedoch sind die Bewegungen von amoeboidem Charakter. Diese Gruppen sind die Nematoden und die Crustaceen, und bei

beiden bieten auch die Spermatozoen häufig sehr abweichende Formen dar. Bei den Nematoden sind sie birnförmig, cylindrisch, dornenförmig u. s. w. und werden hauptsächlich aus Protoplasma mit einem stark lichtbrechenden Kerne zusammengesetzt. Bei den Crustaceen sind die Verschiedenheiten der Formen noch grösser. Bei den Malakostraken kommen manchmal einfach kuglige Formen vor *(Squilla)*, während sie sich bei *Astacus* und einer grossen Zahl der Decapoden aus einem kernhaltigen Körper und sternförmigen Strahlen zusammensetzen. Bei *Paludina* unter den Mollusken findet man sogar zwei verschiedene Formen vollkommen entwickelter Spermatozoen neben einander in einem und demselben Individuum.

Die Spermatozoen entstehen durch den Zerfall der männlichen Keimzellen oder von Zellen, welche secundär durch Theilung von den ersteren abstammen. Die Zellen, welche unmittelbar durch Theilung den Spermatozoen ihren Ursprung geben, kann man als Spermosporen bezeichnen und sie als den Eiern oder Oosporen gleichwerthig betrachten.

Unter den Schwämmen (*Halisarca*, SCHULTZE No. 141) theilt sich eine Keimzelle ähnlich derjenigen, welche beim Weibchen zum Ei wird, wiederholt und lässt schliesslich einen Ball von Zellen entstehen (eine Spermosphäre oder Sperm-morula), deren Bestandtheile sämmtlich in je eine Samenzelle sich umwandeln und daher mit dem besondern Namen „Spermoblasten“ belegt werden können.

Bei den meisten Hydrozoen wandeln sich die subepithelialen Zellen des Epiblasts in Keimzellen (Spermosporen) um und zerfallen sodann, um Spermoblasten zu bilden, von denen jeder zu einem Spermatozoon wird.

Bei den meisten höheren Metazoen stellen die Spermosporen in der Regel das Epithel einer Ampulle oder einer Röhre dar, obgleich sie seltener (viele Chaetopoden, Gephyreen u. s. w.) auch von Zellen abstammen können, welche die Leibeshöhle auskleiden, wie dies bei den Eiern vorkommt. Die Spermatozoen entstehen entweder durch unmittelbare Theilung der Spermosporen in eine Anzahl von Zellen, Spermoblasten, deren jede zu einem Spermatozoon auswächst, oder dadurch, dass sich der Kern der Spermospore innerhalb des Zellenkörpers mehrfach theilt, worauf dann der letztere sich zu den Schwänzen der Spermatozoen differenzirt, während die Segmente des Kernes den Hauptbestandtheil der Köpfe liefern.

In vielen Fällen finden sich interstitielle Zellen, welche nicht zu Spermatozoen werden, zwischen die Spermosporen gemengt.

Bei einer grossen Zahl von Formen wandelt sich, wie zuerst von BLOOMFIELD nachgewiesen wurde [1]), nicht die ganze Masse jeder Spermospore in Spermatozoen um, sondern ein Theil derselben, sei es mit, sei es ohne ein Segment des ursprünglichen Kernes, bleibt passiv, und da dieser die davon absprossenden Spermoblasten trägt, kann er als „Sperm-

[1]) *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

blastophor bezeichnet werden. Dieser passive Theil des Protoplasmas wird bei der Regeneration des Spermoblasts nicht weiter verwendet. Diese sehr eigenthümliche Erscheinung ist bei Elasmobranchiern, beim Frosch, beim Regenwurm, bei *Helix* u. s. w. beobachtet worden [1]) und besitzt wahrscheinlich eine viel weitere Verbreitung. Bei den Elasmobranchiern (SEMPER) sind die passiven Theile des Protoplasmas mit Kernen versehen und liegen an der Aussenseite der säulenförmigen Spermosporen, welche die Hodenampullen auskleiden; dieselben sind nicht eher deutlich differenzirt, als bis die Kerne, welche sich vom Kern der primitiven Spermosporen abspalten, um die Köpfe der Spermatozoen zu bilden, bereits eine ansehnliche Anzahl erreicht haben. Beim Frosche kommt das passive Blastophor gleichfalls in Form einer kernhaltigen Protoplasmamasse an der Aussenseite der Spermospore vor. Beim Regenwurm dagegen bildet das Blastophor einen centralen, nicht kernhaltigen Abschnitt der Spermospore, während sich die ganze Peripherie jeder Spermospore in Spermoblasten verwandelt.

Es ist bereits in der Einleitung darauf hingewiesen worden, dass die männlichen und weiblichen Fortpflanzungsproducte homodynam (gleichwerthig) sind; allein die Untersuchung der Entwicklung der beiderlei Geschlechtsproducte zeigt, dass ein einzelnes Spermatozoon nicht einem Ei gleichwerthig ist, sondern vielmehr, dass sämmtliche der von einer Spermospore abstammenden Spermatozoen zusammengenommen das Aequivalent eines einzigen Eies darstellen.

[1]) BLOOMFIELD, loc. cit., p. 83 behauptet, dass er diese Thatsache bei *Lumbricus*, *Tubifex*, *Hirudo*, *Helix*, *Arion*, *Paludina*, *Rana*, *Salamandra* und *Mus* beobachtet habe.

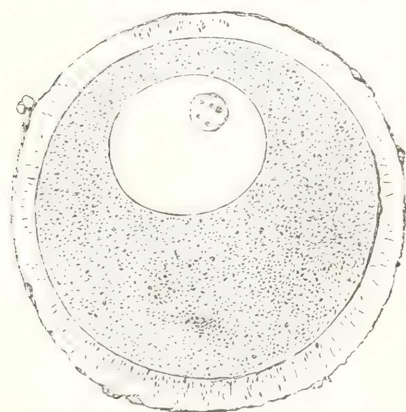
II. CAPITEL.

DIE REIFUNG UND BEFRUCHTUNG DES EIES.

REIFUNG DES EIES UND BILDUNG DER POLKÖRPER.

Im vorhergehenden Capitel wurden die Veränderungen im Ei beschrieben, welche bis nahe zu der Zeit ablaufen, wo dasselbe reif und zur Befruchtung bereit ist. Als Vorläufer für den Befruchtungsact jedoch findet noch eine Reihe bemerkenswerther Veränderungen statt, welche ganz besonders das Keimbläschen betreffen.

In der jüngsten Zeit hat sich die Aufmerksamkeit einer grossen Zahl von Forschern diesen Veränderungen sowohl wie den Erscheinungen der Befruchtung zugewendet. Die Ergebnisse ihrer Untersuchungen sollen im vorliegenden Capitel beschrieben werden; was aber eine historische Darstellung dieser Untersuchungen sowohl als die Lösung der oft recht schwierigen Prioritätsfragen betrifft, so wird der Leser auf eine Abhandlung von Fol (No. 87) und auf eine Arbeit vom Verfasser (No. 81) verwiesen.


Fig. 22. Reifes Ei von *Asterias glacialis*, in eine schleimige Hülle eingeschlossen, ein excentrisches Keimbläschen und einen Keimfleck enthaltend. (Copie nach Fol.)

Die Natur der Veränderungen, welche bei der Reifung des Eies Platz greifen, lässt sich vielleicht am passendsten so darstellen, dass wir die Geschichte eines einzelnen Eies verfolgen. Zu diesem Zwecke können wir die Eier von *Asterias glacialis* auswählen, welche vor kurzem den Gegenstand einer Reihe schöner Forschungen von Fol (No. 87) gebildet haben.

Das reife Ei (Fig. 22) besteht, wenn es sich aus dem Ovarium freimacht, aus einem körnigen Dotter, welcher in eine schleimige Hülle, die Zona radiata eingeschlossen ist. Es

enthält ein excentrisch gelagertes Keimbläschen und einen Keimfleck. Im ersteren beobachtet man das gewöhnliche protoplasmatische Netzwerk. Sobald das Ei in Seewasser gelangt, beginnt das Keimbläschen eine eigenthümliche Umwandlung zu erleiden. Es zeigt häufige Formveränderungen, das innere Netzwerk verschwindet, seine Membran wird allmählich resorbirt, sein Umriss erscheint gezackt und undeutlich und schliesslich vermischt sich sein Inhalt in gewissem Grade mit dem Dotter (Fig. 23).

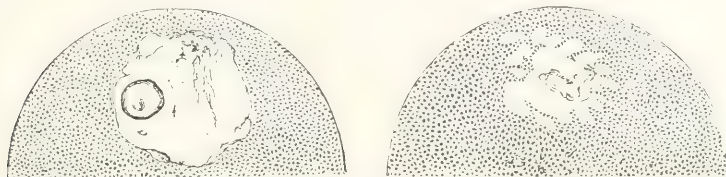


Fig. 23. Zwei aufeinanderfolgende Stadien in der allmählichen Umwandlung des Keimbläschens und Keimflecks im Ei von *Asterias glacialis*, unmittelbar nachdem dasselbe abgelegt wurde. (Copie nach FOL.)

Der Keimfleck verliert zu gleicher Zeit die Schärfe seines Umrisses und entzieht sich mit der Zeit ganz der Beobachtung.

Auf diesem Stadium und zwischen diesem und dem in Fig. 26 dargestellten Stadium bringt die Einwirkung von Reagentien gewisse Einrichtungen zur Ansicht, deren Natur für *Asterias* noch nicht ganz aufgeklärt ist und welche auch in etwas abweichender Weise von FOL für *Ast. glacialis* und von HERTWIG für *Asteracanthion* beschrieben worden sind.

FOL findet unmittelbar nach dem soeben beschriebenen Stadium, dass zwischen den Ueberbleibseln des Keimbläschens und der Oberfläche des Eies ein Stern sichtbar wird, welcher mit einer unvollkommen ausgebildeten Kernspindel zusammenhängt, die sich gegen das Keimbläschen hin erstreckt [1]). Am Ende der Kernspindel sind die zerfallenen Fragmente des Keimflecks zu sehen.

Auf einem nur wenig späteren Stadium lassen sich an der Stelle des ursprünglichen Keimbläschens im frischen Ei zwei helle Stellen beobachten (Fig. 24), die eine eiförmig und näher der Oberfläche gelegen, die andere von unregelmässiger Gestalt und etwas

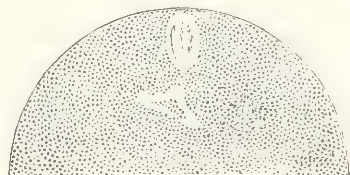


Fig. 24. Ei von *Asterias glacialis*, welches die hellen Flecke an Stelle des Keimbläschens zeigt. Frisches Präparat. (Copie nach FOL.)

[1]) Unter dem Ausdrucke „Kernspindel" verstehe ich die eigenthümliche Form eines gestreiften Doppelkegels, welche der Kern unmittelbar vor der Theilung annimmt und welche ohne Zweifel allen meinen Lesern bekannt ist. Den Ausdruck „Stern" brauche ich für die eigenthümliche sternförmige Figur, welche gewöhnlich an den Polen der Kernspindel sichtbar wird. Hinsichtlich einer ferneren Beschreibung dieser Theile verweise ich den Leser auf das vierte Capitel.

tiefer in den Dotter eingesenkt. An der oberen Stelle bemerkt man parallele Streifen. Durch Behandlung mit Reagentien erweist sich die erste helle Stelle als von einer horizontal liegenden Spindel mit zwei Sternen an ihren Enden gebildet, in deren Nähe unregelmässige Ueberbleibsel des Keimflecks sichtbar sind. Etwas später (Fig. 25) zeigt sich an der Unterseite der Spindel ein etwas unregelmässiger Körper, welcher möglicherweise einen Theil der Ueberreste des Keimflecks darstellen mag, obgleich FOL der Ansicht ist, dass er wahrscheinlich einen Theil des Keimbläschens repräsentire. Die untere helle Stelle, welche im frischen Ei sichtbar war, enthält nun einen rundlichen Körper (Fig. 25). FOL schliesst daraus, dass die Spindel aus einem Theile des Keimbläschens und nicht aus dem Keimfleck gebildet worden sei, während er in dem rundlichen Körper, welcher in der weiter unten gelegenen von den beiden hellen Stellen liegt, den umgewandelten Keimfleck erblickt. Er will damit jedoch nicht behaupten, dass kein Bruchstück des Keimflecks in die Bildung der Spindel eingetreten sei.

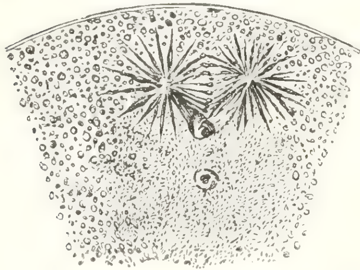


Fig. 25. Ei von *Asterias glacialis* auf dem gleichen Stadium wie Fig. 24, mit Picrinsäure behandelt. (Copie nach FOL.)

Folgendes ist HERTWIG's (No. 92) Bericht über die Veränderungen im Keimbläschen von *Asteracanthion*. Kurz nachdem das Ei gelegt wurde, entwickelt das Protoplasma auf der gegen die Oberfläche des Eies gelegenen Seite des Keimbläschens eine Hervorragung, welche die Wandung des Bläschens nach innen drückt. Zu gleicher Zeit bildet der Keimfleck eine grosse Vacuole, in deren Innerem sich ein aus Kernsubstanz bestehender Körper befindet, welcher aus festerem und das Licht stärker brechendem Material aufgebaut ist als die übrigen Theile des Keimflecks. In der erst erwähnten Vorragung, welche oben nach innen gegen das Keimbläschen vorspringt, kommt zunächst ein durch radiäre Streifen von Protoplasma gebildeter Stern und nachher ein zweiter zum Vorschein, während der Keimfleck verschwunden zu sein scheint, die Umrisse des Keimbläschens undeutlich geworden sind und sein Inhalt sich mehr oder weniger mit dem umgebenden Protoplasma vermengt hat. Die Behandlung mit Reagentien zeigt, dass bei diesem Processe des Verschwindens des Keimflecks die Kernmasse in seiner Vacuole einen stabförmigen Körper bildet, dessen freies Ende zwischen den beiden Sternen liegt, welche die das Keimbläschen einstülpende Hervorragung einnehmen. In einer spätern Periode lassen sich Körnchen am Ende des Stabes erkennen und schliesslich verschwindet der Stab selbst. Nach diesen Veränderungen kann man mit Hilfe von Reagentien eine Spindel zwischen den beiden Sternen nachweisen, von welchen HERTWIG glaubt, dass sie an Grösse zunehmen, je mehr die letzten Ueberreste des Keimflecks allmählich verschwinden, und so schliesst er, dass die Spindel sich auf Kosten des Keimflecks bildete. Das Stadium mit dieser Spindel entspricht ungefähr unserer Fig. 25.

Mehrere von HERTWIG's Abbildungen stimmen vollständig mit denen von FOL überein, und wenn man berücksichtigt, wie widerspruchsvoll noch die uns vorliegenden Zeugnisse sind, so scheint es nothwendig, für *Asterias* wenigstens die Frage offen zu lassen, welche Theile des Keimbläschens zur Bildung der ersten Spindel beitragen.

Eine klarere Einsicht in die Erscheinungen, welche auf diesem Stadium eintreten, hat FOL bei den Heteropoden *(Pterotrachea)* erlangt. In diesem Ei wird, wenige Minuten nachdem es abgelegt worden ist, das Keimbläschen sehr blass und zwei Sterne kommen in der Umgebung einer hellen Substanz nahe seinen Polen zum Vorschein. Der Kern selbst ist etwas in die Länge gezogen und beginnt an seinen Polen Längsstreifen zu zeigen, welche sich allmählich bis gegen das Centrum ausbreiten, auf Kosten des Kernnetzwerkes, aus dessen Umwandlung sie unmittelbar abstammen. Wenn sich die Streifen von beiden Seiten her beinah berühren, so beobachtet man in dem Netzwerk zwischen ihnen Verdickungen, welche da, wo die Streifen beider Seiten zur Vereinigung gelangen, als mittlere Verdickungen von Fasern („Kernplatte") erscheinen. Auf diese Weise kommt eine vollkommene Kernspindel zu stande[1]).

Das wichtigste Resultat von FOL's Beobachtungen an den Heteropoden, welches auch mit dem übereinkommt, was bei *Asterias* gefunden wurde, liegt darin, dass eine Spindel mit zwei Sternen an ihren Polen aus der Umbildung des Keimbläschens und des umgebenden Protoplasmas hervorgeht (Fig. 25).

Polzellen. Die Spindel hat bis zu dieser Zeit eine Lage behalten, in welcher ihre Axe der Oberfläche des Eies parallel verlief. Aber bei etwas älteren Exemplaren findet man eine vertical gestellte Spindel, deren eines Ende in eine protoplasmatische Vorragung ausläuft, welche an der Oberfläche des Eies zum Vorschein kommt (Fig. 26). HERTWIG glaubt, dass die Spindel einfach gegen die Oberfläche hinwandere und, während sie dies thut, die Richtung ihrer Axe ändere. FOL dagegen behauptet, dies sei nicht der Fall, sondern zwischen diesen beiden Phasen der Spindel finde man einen Uebergangszustand, in welchem keine Spindel im Ei mehr sichtbar sei, sondern ihre Stelle von einem Körper mit gezähnelten Umrissen eingenommen werde. Er war allerdings nicht im stande, zu einem bestimmten Schluss darüber zu kommen, welche Bedeutung diesem Gebilde beizulegen sei, das bei den Heteropoden nicht vorzukommen scheint.

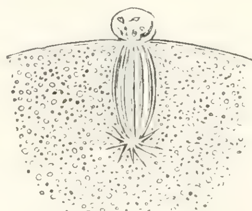


Fig. 26. Ein Theil des Eies von *Asterias glacialis* im Augenblicke der Ausstossung des ersten Polkörpers und der Zurückziehung des übrigbleibenden Theiles der Spindel in das Ei hinein. Picrinsäurepräparat. (Copie nach FOL.)

[1]) In Bezug auf die ferneren Details über die Kernspindel siehe das nächste Capitel.

Auf jeden Fall theilt sich die Spindel, welche in die Hervorragung an der Oberfläche des Eies ausläuft, in zwei Theile, deren einer in der Vorragung, der andere im Ei liegt (Fig. 26). Die Vorragung selber nebst dem darin eingeschlossenen Abschnitt der Spindel schnürt sich vom Ei ab, um einen besonderen Körper zu bilden, welcher den Embryologen unter dem Namen des Polkörpers oder der Polzelle wohl bekannt ist (Fig. 27). Da sich mehr als eine Polzelle bildet, so nennen wir die zuerst auftretende die erste Polzelle.



Fig. 27. Ein Theil des Eies von *Asterias glacialis* mit der ersten Polzelle, wie sie im lebenden Zustand erscheint. (Copie nach FOL.)

Der Theil der Spindel, welcher im Ei zurückbleibt, wandelt sich sofort durch Verlängerung seiner Fasern in eine zweite Spindel um, ohne dass sie einen typisch kernförmigen Zustand durchliefe. Gleich nachher bildet sich dann noch eine zweite Polzelle auf ähnliche Weise

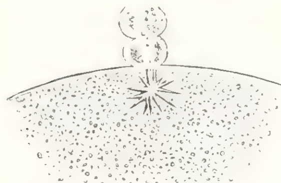


Fig. 28. Ein Theil des Eies von *Asterias glacialis* unmittelbar nach der Bildung der zweiten Polzelle. Picrinsäurepräparat. (Copie nach FOL.)

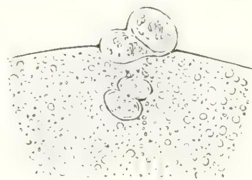


Fig. 29. Ein Theil des Eies von *Asterias glacialis* nach der Bildung der zweiten Polzelle, um den im Ei zurückbleibenden Theil der Spindel zu zeigen, welcher sich in zwei helle Bläschen umwandelt. Picrinsäurepräparat. (Copie nach FOL.)

wie die erste (Fig. 28), und der im Ei zurückbleibende Theil der Spindel verwandelt sich in zwei oder drei helle Bläschen (Fig. 29), welche sich aber bald vereinigen, um einen einzigen Kern darzustellen (Fig. 30). Der neue Kern, welcher offenbar von einem Theile des ursprünglichen Keimbläschens abstammt, wird der weibliche Vorkern *(Pronucleus)* genannt, aus Gründen, welche sich aus dem Folgenden sofort ergeben werden.

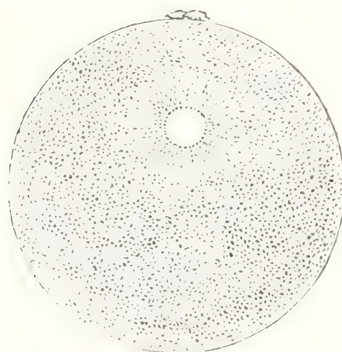


Fig. 30. Ei von *Asterias glacialis* mit den beiden Polzellen und dem von radiären Streifen umgebenen weiblichen Vorkern, wie sie im lebenden Ei sichtbar sind. (Copie nach FOL.)

Die zwei Polzellen scheinen von zwei Membranen umschlossen zu werden, von denen die äussere sehr zart ist und nur da sichtbar wird, wo sie die Polzelle bedeckt, während die innere dicker ist, nach der Befruchtung deutlicher hervortritt und dann ein Gebilde darstellt, was FOL

als Dottermembran bezeichnet. Es ist klar, wie Hertwig gezeigt hat, dass die Polkörper vermöge eines regelrechten Zelltheilungsprocesses entstehen und also den Werth von Zellen haben.

Eine eigenthümliche Erscheinung kommt in den Eiern von *Clepsine* kurz nach der Bildung der Polzellen zur Ansicht, welche Whitman (No. 100) unter dem Namen der Bildung des Polringes beschrieben hat. Seine Darstellung dieses Vorkommnisses lautet folgendermaassen:

„Fünfzehn Minuten nach der Ausstossung der Polkügelchen (d. h. der Polzellen) erscheint im Dotter rings um den oralen Pol eine ringförmige Einsenkung oder Einschnürung, und in dieser sammelt sich eine durchsichtige flüssige Substanz (Kernsubstanz?) an, um den ersten Polring zu bilden . . . . Dieselben Erscheinungen wiederholen sich später auch am aboralen Pol . . . . Die Ringe concentriren sich, um zwei Scheiben zu bilden . . . . Vor der ersten Furchung senken sich beide Scheiben tief in das Ei hinein."

Die Natur dieser Ringe ist gegenwärtig noch ganz unklar.

Wenn man bedenkt, wie wenig Eier bisher mit Rücksicht auf das Verhalten des Keimbläschens hinlänglich genau untersucht worden sind, so muss jede allgemeine Folgerung, welche man gegenwärtig aufzustellen versucht ist, nur als provisorisch betrachtet werden.

Immerhin haben wir reichliche Beweise dafür, dass das Keimbläschen zur Zeit der Reifung des Eies eigenthümliche Veränderungen erleidet, welche zum Theil wenigstens regressiven Charakters sind. Diese Veränderungen können schon längere Zeit, bevor das Ei die Zeit der Reife erreicht hat, beginnen oder sie können nicht eher eintreten, als bis es abgelegt worden ist. Sie bestehen in dem Auftreten einer gewissen Unregelmässigkeit und Undeutlichkeit in den Umrissen des Keimbläschens, in der Absorption seiner Membran, in der theilweisen Absorption seines Inhaltes durch den Dotter, im Verschwinden des Netzwerkes und dem Zerfall und Verschwinden des Keimflecks. Das schliessliche Schicksal des einzigen Keimflecks oder der zahlreichen Flecke, wenn solche vorhanden sind, ist noch im Dunkeln.

Auf die regressive Metamorphose des Keimbläschens folgt in einer grossen Anzahl von Fällen die Umwandlung dessen, was noch davon übrig geblieben ist, in eine gestreifte Spindel von ähnlicher Beschaffenheit, wie sie ein Kern vor der Theilung zeigt. Diese Spindel wandert gegen die Oberfläche des Eies und erleidet eine Theilung, um eine oder mehrere Polzellen in der oben beschriebenen Weise zu bilden. Derjenige Theil davon, welcher im Ei zurückbleibt, bildet schliesslich den weiblichen Vorkern.

Bis jetzt hat man nur an einer beschränkten Anzahl von Beispielen beobachtet, dass das Keimbläschen die oben beschriebene Reihe von Veränderungen erleidet, an Beispielen jedoch, welche die verschiedensten Formen aus mehreren Abtheilungen der Coelenteraten, der Echinodermen und der Mollusken, einiger Würmer [Turbellarien *(Leptoplana)*, Nematoden, Hirudineen, *Alciope*, *Sagitta*], Ascidien u. s. w. umfassen. Es ist sehr leicht möglich, um nicht zu sagen wahrschein-

lich, dass solche Veränderungen allgemein im Thierreiche vorkommen; aber der gegenwärtige Zustand unsers Wissens berechtigt uns noch nicht, dies bestimmt auszusprechen.

Für die Craniaten insbesondere ist unsere Kenntniss der Bildung der Polkörper noch sehr unbefriedigend. Bei *Petromyzon* haben Kupffer und Benecke Zeugnisse dafür beigebracht, dass sich der eine Polkörper vor der Befruchtung und der andere in Zusammenhang mit einer eigenthümlichen Vorragung des Protoplasmas nach der Befruchtung bildet. Ein Theil des Keimbläschens bleibt als weiblicher Vorkern im Ei zurück. Beim Stör atrophirt das Keimbläschen und zerfällt vor der Befruchtung, und hernach findet man einen Theil desselben als körnige Masse an der Oberfläche des Eies, während ein andrer Theil den weiblichen Vorkern bildet.

Für die Amphibien scheinen die Beobachtungen von Hertwig (90) und Bambeke (77) zu zeigen, dass, nachdem das Keimbläschen eine oberflächliche Lage am pigmentirten Pol des Eies angenommen hat, sein Inhalt sich mit dem Dotter vermischt und theilweise als körnige Masse nach der Befruchtung aus dem Ei ausgestossen wird. Ein Theil desselben aber bleibt im Ei zurück und bildet einen weiblichen Vorkern. Ob eine eigentliche Theilung des Keimbläschens stattfindet wie in den typischen Fällen, ist nicht bekannt.

Oellacher (95) wies mit Hilfe einer Reihe sorgfältiger Beobachtungen am Ei der Forelle und später am Vogelei nach, dass das Keimbläschen im Ei, während dieses noch im Eierstock sich befindet, eine Degeneration erfährt und schliesslich wenigstens theilweise ausgestossen wird. Meine eigenen Beobachtungen an Elasmobranchiern, welche noch der Erweiterung und Bestätigung bedürfen, scheinen darauf hinzuweisen, dass dieser Theil die Membran ist. Ed. van Beneden (78) hat einige wichtige Beobachtungen über das Kaninchenei beigebracht. Seiner Darstellung entnehme ich Folgendes. Wenn sich das Ei der Reife annähert, so nimmt das Keimbläschen eine excentrische Lage an und verschmilzt mit der peripherischen Schicht des Eies, um die linsenförmige Narbe zu bilden. Der Keimfleck wandert sodann gegen die Oberfläche der linsenförmigen Narbe und stellt die Kernscheibe dar. Zu gleicher Zeit verschwindet die Membran des Keimbläschens, indem sie sich wahrscheinlich mit der Kernscheibe vereinigt. Das Plasma des Kernes sammelt sich sodann zu einer bestimmt abgegrenzten Masse und bildet den nucleoplasmischen Körper. Schliesslich erlangt die Kernscheibe eine ellipsoidische Gestalt und wird zur Kernmasse. Jetzt ist nichts mehr vom ursprünglichen Keimbläschen übrig geblieben als die Kernmasse und der nucleoplasmische Körper, welche jedoch noch innerhalb des Eies liegen bleiben. Im nächsten Stadium lässt sich gar keine Spur vom Keimbläschen mehr im Ei entdecken, aber ausserhalb desselben, dicht neben der Stelle, wo die modificirten Ueberreste des Bläschens vorher ihre Lage hatten, befindet sich nun ein Polkörper, welcher aus zwei Theilen besteht, von denen der eine sich tief färbt und der Kernmasse gleicht, während der andere sich nicht färbt und dem nucleoplasmischen Körper

ähnlich ist. Van Beneden kommt zu dem Schlusse, dass die Theile des Polkörpers nichts anderes seien als die beiden ausgestossenen Producte des Keimbläschens. Es ist vielleicht gestattet, die Ansicht auszusprechen, dass fernere Beobachtungen über diesen schwierigen Gegenstand zeigen werden, dass ein Theil des Keimbläschens im Ei zurückbleibt, um den weiblichen Vorkern zu bilden.

Was wirbellose Formen betrifft, so mag die Aufmerksamkeit auf die Beobachtungen von Bütschli (80) gelenkt werden. Obgleich bei *Cucullanus* eine normale Bildung der Polkörper Platz greift, so ist doch Bütschli bei den Nematoden im allgemeinen nicht im stande gewesen, die spindelförmige Modification des Keimbläschens zu finden; er zeigt vielmehr, dass das Keimbläschen der Degeneration anheimfällt, indem sein Umriss undeutlich wird und der Keimfleck verschwindet. Die Lage des Keimbläschens bleibt aber durch eine helle Stelle kenntlich, welche sich allmählich der Oberfläche des Eies annähert. Sobald sie mit der Oberfläche in Berührung gelangt ist, kommt ein kleiner kugelförmiger Körper, der Ueberrest des Keimbläschens, zum Vorschein und dieser wird schliesslich ausgestossen. Die helle Stelle verschwindet bald darauf.

Ausser den eben erwähnten Typen, welche höchst wahrscheinlicherweise sich als normale Vorkommnisse in der Bildungsweise der Polkörper herausstellen werden, besteht noch eine Anzahl von Typen, welche unter andern sämmtliche Räderthierchen und Arthropoden mit wenigen zweifelhaften Ausnahmen[1]) einschliessen, von denen man bisher noch nicht sagen kann, dass die Polzellen mit genügender Sicherheit beobachtet worden wären.

Die wichtigeren unter den zweifelhaften Fällen bei den Rotiferen und Arthropoden sind folgende.

Flemming (83) findet, dass bei den Sommer- und wahrscheinlich parthenogenetischen Eiern von *Lacinularia socialis* das Keimbläschen sich der Oberfläche annähert und unsichtbar wird und dass hierauf eine schwache Einsenkung am Umriss des Eies die Stelle seines Verschwindens bezeichnet. In der Tiefe der Einsenkung glaubt Flemming eine Polzelle annehmen zu dürfen, obgleich er eine solche nicht bestimmt gesehen hat.

Hoek[2]) glaubt, dass er einen Polkörper im Ei von *Balanus balanoides* gefunden habe, aber seine Beobachtungen sind nicht vollkommen genügend.

[1]) Das beste Beispiel dessen, was bei den Arthropoden einer Polzelle ähnlich zu sein scheint, bildet ein Körper, welchen Grobben („Entwicklungsgeschichte d. *Moina rectirostris.*" Claus' *Arbeiten*, Vol. II, Wien, 1879) kürzlich nahe der Oberfläche des Protoplasmas am animalen Pol der Sommer- und parthenogenetischen Eier von *Moina rectirostris*, einer Cladoceren-Form, gefunden hat. Dieser Körper färbt sich mit Carmin tief dunkelroth, unterscheidet sich aber von den normalen Polzellen dadurch, dass er nicht vom Ei getrennt erscheint; seine Identificirung mit der Polzelle muss daher noch zweifelhaft bleiben, bis nachgewiesen ist, dass er vom Keimbläschen abstammt.

[2]) „Zur Entwicklung d. Entomostraken." *Niederländ. Archiv f. Zoologie*, Vol. III, p. 62.

Bütschli, welcher bei den Eiern der Rotiferen ausdrücklich nach den Polkörpern gesucht hat, war nicht im stande, auch nur eine Spur derselben aufzufinden, obgleich er beobachtete, dass das Keimbläschen, als das Ei reif wurde, auf die Hälfte seiner ursprünglichen Grösse herabsank. Bei den parthenogenetischen Eiern von *Aphis* vermochte er ebenfalls keine Spur der Polkörper zu entdecken, obgleich das Keimbläschen, nachdem der Keimfleck in Fragmente zerfallen war, sich der Oberfläche annäherte und verschwand.

Welches nun immer das Endresultat einer weiter ausgedehnten Untersuchung sein mag, so viel ist jedenfalls klar, dass die Bildung von Polzellen nach dem oben beschriebenen Typus ein sehr constantes Vorkommniss ist. Seine Bedeutung wird noch gesteigert durch die Entdeckung von Strasburger, welcher das Vorhandensein eines ganz ähnlichen Processes bei den Pflanzen fand. Es drängen sich uns nun offenbar vor allem zwei Fragen über diesen Gegenstand zur Beantwortung auf: Erstens, welches sind die Bedingungen seines Vorkommens mit Rücksicht auf die Befruchtung? zweitens, welche Bedeutung hat er für die Entwicklung des Eies oder des Embryos?

Die Antwort auf die erste dieser beiden Fragen ist nicht schwer zu finden. Die Bildung der Polkörper findet unabhängig von der Befruchtung statt und stellt den Schlussact des normalen Wachsthums des Eies dar. Bei einigen wenigen Typen bilden sich ja die Polzellen sogar, während das Ei noch im Eierstock liegt, so z. B. bei einigen Arten der *Echini*, *Hydra* u. s. w.; allein nach unsrer gegenwärtigen Kenntniss findet dies weit häufiger erst nachdem das Ei abgelegt wurde statt. In einigen Fällen geht das Hervorknospen der Polzellen der Befruchtung voraus und in andern folgt es derselben, aber wir haben keinen Beweis dafür, dass in den letzteren Beispielen der Process durch die Berührung mit dem männlichen Element beeinflusst würde. Bei *Asterias* kann, wie durch O. Hertwig und Fol nachgewiesen wurde, die Bildung der Polzelle ganz beliebig der Befruchtung entweder vorausgehen oder ihr nachfolgen — eine Thatsache, welche einen deutlichen Beweis für die Unabhängigkeit dieser beiden Ereignisse liefert.

Auf die zweite der beiden obigen Fragen scheint es leider bisher noch nicht möglich, eine Antwort zu geben, welche als genügend betrachtet werden dürfte.

Die regressiven Veränderungen in der Membran des Keimbläschens, welche mit der Bildung der Polkörper abschliessen, können sehr wahrscheinlich als Vorspiel einer erneuten Thätigkeit des Inhalts des Bläschens betrachtet werden, und sie sind vielleicht um so nothwendiger wegen der Dicke der Membran, welche von einer lange andauernden Periode passiven Wachsthums herrührt. Diese Vermuthung hilft uns jedoch nicht zu einer Erklärung der Bildung der Polkörper vermöge eines mit der Zelltheilung identischen Processes. Die Ausstossung eines Theiles des Keimbläschens bei der Bildung der Polzellen lässt sich möglicherweise mit der Ausstossung eines

Theiles oder des ganzen ursprünglichen Kernes in Parallele setzen, welche, wenn wir den schönen Untersuchungen von BÜTSCHLI Glauben schenken dürfen, während der Conjugation bei den Infusorien als Einleitung zur Bildung eines neuen Kernes stattfindet. Diesen Vergleich verdanken wir BÜTSCHLI selbst, und ihm zufolge müsste also die Bildung der Polkörper so aufgefasst werden, dass dieselbe auf eine bisher noch unbekannte Weise den Process der Regeneration des Keimbläschens unterstützte. Aehnliche Ansichten wurden von STRASBURGER und HERTWIG ausgesprochen, welche die Bildung der Polkörper im Lichte eines Excretionsprocesses oder der Entfernung nutzlosen Materials betrachten. Jedoch bringen uns solche Hypothesen unglücklicherweise nicht weiter vom Fleck.

Ich möchte lieber annehmen, dass bei der Bildung der Polzellen ein Theil der Bestandtheile des Keimbläschens, welche für seine Function als vollständiger und unabhängiger Kern nothwendig sind, entfernt wird, um der neuen Zufuhr an nothwendigen Theilen Platz zu machen, welche durch den Spermakern geliefert wird.

Meine Ansicht läuft ungefähr darauf hinaus, dass nach der Bildung der Polzellen der innerhalb des Eies zurückbleibende Ueberrest des Keimbläschens (der weibliche Vorkern) zu weiterer Entwicklung unfähig ist ohne Hinzufügung des nuclearen Theiles des männlichen Elements (des Spermatozoons), und dass, wenn keine Polzellen gebildet würden, normaler Weise Parthenogenesis eintreten müsste. Eine starke Stütze für diese Hypothese würde sich ergeben, wenn bestimmt festgestellt werden könnte, dass bei den Arthropoden und Rotiferen kein Polkörper gebildet wird, indem ja das normale Vorkommen von Parthenogenesis auf diese beiden Gruppen beschränkt ist. Jedenfalls ist es ein bemerkenswerthes Zusammentreffen, dass es nur diese beiden Gruppen sind, in welchen Polkörper bisher nicht in genügender Weise beobachtet wurden.

Es ist vielleicht möglich, dass der bei der Bildung von Polzellen entfernte Theil nicht absolut wesentlich ist, und dies scheint sich auf den ersten Blick aus der Thatsache zu ergeben, dass die Parthenogenesis auch in solchen Fällen möglich ist, wo die Befruchtung das normale Vorkommniss bildet. Die Zuverlässigkeit der Beobachtungen über diesen Punkt zu erörtern, würde uns zu weit führen, als dass wir hier darauf eingehen könnten[1]), aber wenn wir zugeben, wie wir es wahrscheinlich thun müssen,

[1]) Die von SIEBOLD (*„Parthenogenesis der Arthropoden“*) citirten Beispiele sind nicht ganz befriedigend. Im Falle von HENSEN, Seite 234, möchte Befruchtung möglich gewesen sein, wenn wir annehmen dürfen, die Spermatozoen seien im stande, durch das offene Ende eines unbeschädigten Eileiters in die Leibeshöhle einzudringen; und obgleich OELLACHER's Beispiele noch werthvoller sind, so scheint doch nicht die nöthige Sorgfalt angewendet worden zu sein, besonders wenn es noch nicht ausgemacht ist, wie lange Zeit Spermatozoen im Eileiter lebendig zu bleiben vermögen. Bezüglich der von OELLACHER getroffenen Vorsichtsmaassregeln siehe *Zeitschrift für wiss. Zool.*, Bd. XXII, p. 202. Ein besseres Beispiel ist das von einem Schweine, welches BISCHOFF gibt, *Ann. Sci. Nat.* Série 3, Vol. II, 1844. Die unbefruchteten Eier wurden in zwei Segmente zerfallen angetroffen; aber die

dass es wirklich Fälle solcher Parthenogenesis gibt, so lässt sich ohne weiter ausgedehnte Beobachtungen nicht für ausgemacht annehmen, dass das Vorkommen einer Weiterentwicklung in diesen seltenen Beispielen nicht etwa darauf beruhen möchte, dass die Polzellen nicht wie sonst gebildet wurden und dass, wenn die Polzellen sich bilden, eine Entwicklung ohne Befruchtung unmöglich ist.

Selenka fand bei *Purpura lapillus*, dass sich in den Eiern, welche sich nicht entwickelten, auch keine Polkörper gebildet hatten, dagegen beobachtete Bütschli bei *Neritina*, dass dies doch nicht allgemein gültig ist.

Die merkwürdigen Beobachtungen von Greeff (No. 88) über die parthenogenetische Entwicklung der Eier von *Asterias rubens* sprechen jedoch sehr bestimmt gegen die oben dargelegte Hypothese. Greeff hat gefunden, dass unter normalen Umständen die Eier dieser Seesternart sich ohne Befruchtung im gewöhnlichen Seewasser zu entwickeln pflegen. Die Entwicklung ist ganz regelmässig und normal, obgleich sie viel langsamer verläuft als bei befruchteten Eiern. Es wird nicht ganz bestimmt angegeben, ob sich Polzellen bilden, aber man kann kaum bezweifeln, dass dies wirklich stattfindet. Greeff's Darstellung ist so präcis und umständlich, dass man nicht leicht zu vermuthen wagt, es habe sich irgend ein Irrthum in dieselbe eingeschlichen, allein doch sind weder Hertwig noch Fol im stande gewesen, seine Experimente zu wiederholen, und es mag daher gestattet sein, weitere Bestätigungen abzuwarten, bevor wir dieselbe unbedingt annehmen.

Der bereits aufgestellten Vermuthung hinsichtlich der Function der Polzellen wage ich noch die fernere hinzuzufügen, dass die Function, Polzellen zu bilden, von dem Ei ausdrücklich zu dem Zwecke angenommen worden ist, um Parthenogenesis zu verhüten.

Die Erklärung, welche Darwin von den schlimmen Folgen der Selbstbefruchtung, d. h. dem Mangel einer genügenden Differenzirung in den Sexualelementen gegeben hat [1]), muss noch mit viel grösserem Gewicht auf den Fall der Parthenogenesis Anwendung finden.

Bei der Erzeugung neuer Individuen sind offenbar zwei Umstände der Species günstig: 1) wenn eine möglichst grosse Zahl von neuen Individuen erzeugt wird, und 2) wenn die Individuen so lebenskräftig als möglich sind. Sexuelle Differenzirung (selbst bei Hermaphroditen) ist offenbar der Erzeugung des Maximums der Individuenzahl sehr ungünstig. Es lässt sich kaum bezweifeln, dass das Ei potentiell fähig ist, sich für sich allein zu einem neuen Individuum zu entwickeln, und sofern daher nicht der Mangel einer sexuellen Differenzirung für die Lebenskräftigkeit der Nachkommenschaft sehr schädlich wäre, so würde die Parthenogenesis ganz sicherlich ein sehr constantes Vorkommniss bilden. Nach Analogie der bei den Pflanzen getroffenen Einrichtungen aber, um die Selbstbefruchtung zu verhindern, dürfen wir sowohl bei Thieren als

Segmente enthielten nicht den gewöhnlichen Kern und waren vielleicht nichts anderes als die Theile eines Eies im Zustande des Zerfalls.

[1]) Darwin, *Cross- and Self-Fertilization of Plants*, p. 443.

bei Pflanzen Einrichtungen zu finden erwarten, welche das Ei daran verhindern, für sich allein sich zu entwickeln. Wenn meine Ansicht über die Polzellen richtig ist, so functionirt die Bildung dieser Körper als eine solche Einrichtung.

Die Fortpflanzung durch Knospung oder Theilung ist wahrscheinlich als ein Mittel entstanden, um die Anzahl der erzeugten Individuen zu vermehren, so dass man also das Nebeneinandervorkommen der ungeschlechtlichen und der geschlechtlichen Fortpflanzung als eine Art von Compromiss betrachten darf, welcher den Verlust an raschem Vermehrungsvermögen, welcher durch den Mangel der Parthenogenesis entstanden ist, ausgleichen soll. Bei den Arthropoden und Rotiferen aber ist die Stelle der Knospung durch Parthenogenesis eingenommen worden, welche ein häufiges, obgleich nicht stets nothwendiges Vorkommniss sein mag, wie bei manchen Branchiopoden (*Apus*, *Limnadia* etc.) und Lepidopteren (*Psyche helix* etc.) oder ein regelmässiges Vorkommniss für die Erzeugung des einen Geschlechts darstellt, wie bei den Bienen, Wespen, *Nematus* u. s. w., oder ein auf ein bestimmtes Stadium im Entwicklungscyklus beschränktes Vorkommniss, in welchem alle Individuen ihre Art auf parthenogenetischem Wege fortpflanzen, wie bei *Aphis*, *Cecidomyia*, den Gallwespen (*Neuroterus* etc.), *Daphnia* [1]).

Nach meiner Hypothese ist die Möglichkeit der Parthenogenesis oder ihr häufiges Vorkommen bei Arthropoden und Rotiferen wahrscheinlich dem Mangel von Polzellen zuzuschreiben. Bei sämmtlichen Thieren, so weit mir bekannt ist, kommt die Befruchtung des Eies gelegentlich vor [2]), allein es gibt im Pflanzenreiche Beispiele, wo sogenannte Parthenogenesis eine unbestimmt lange Zeit hindurch sich zu wiederholen im stande zu sein scheint. Eines der besten Beispiele ist wohl das von *Coelebogyne*, einer bei uns eingeführten exotischen Euphorbiacee, welche regelmässig fruchtbare Samen erzeugt, obgleich niemals eine männliche Blüthe auftritt. Die neuesten Untersuchungen von STRASBURGER haben jedoch gezeigt, dass bei *Coelebogyne* und anderen parthenogenetischen Blüthenpflanzen die Embryonen durch eine K n o s p u n g und darauffolgende Entwicklung von zum Ovulum gehörigen Zellen gebildet werden. Wenn dies der Fall ist, so lässt sich unmöglich behaupten, dass diese Pflanzen wirklich parthenogenetisch seien, denn die im Samen einer sicherlich nicht befruchteten Blüthe enthaltenen Embryonen können auch n i c h t d u r c h E n t w i c k l u n g d e s E i e s gebildet worden sein, sondern nur durch Knospung aus dem umgebenden Gewebe des Eichens.

Immerhin darf die oben dargelegte Ansicht hinsichtlich der Natur der Polkörper nicht für mehr als für eine blosse Hypothese gehalten werden.

[1]) J. A. OSBORNE hat vor kurzer Zeit gezeigt (*Nature*, Sept. 4, 1879), dass die Eier eines Käfers (*Gastrophysa raphani*) sich gelegentlich mindestens bis zu einem gewissen Punkte ohne männlichen Einfluss entwickeln können.

[2]) Für *Dicyema*, welches eine scheinbare Ausnahme bildet, hat sich noch nicht mit Sicherheit nachweisen lassen, dass es wahre Eier entwickle. Wenn seine Keime wirklich Eier sind, so bildet es in der That eine Ausnahme von obiger Regel.

Befruchtung des Eies.

Ein weit höherer Grad der Sicherheit ist hinsichtlich der Wirkungen der Befruchtung erreicht worden, als in Bezug auf die Veränderungen des Keimbläschens, welche dieser vorausgehen, und überdies scheint eine grössere Gleichförmigkeit in der Reihe der dadurch veranlassten Erscheinungen zu bestehen.

Es ist wohl am passendsten, abermals *Asterias glacialis* als Typus vorzunehmen. Der Theil des Keimbläschens, welcher im Ei zurückbleibt, nachdem die zweite Polzelle gebildet wurde, wandelt sich in eine Anzahl kleiner Bläschen um (Fig. 29), welche sich zu einem einfachen klaren Nucleus zusammenhäufen, der allmählich wieder nach dem Centrum des Eies zurückwandert und um den herum als Mittelpunkt das Protoplasma sich in radiärer Streifung anordnet (Fig. 30). Dieser Kern ist als der weibliche Vorkern bekannt. Durch die Einwirkung von Reagentien lässt sich ein Nucleolus in demselben nachweisen. Bei *Asterias* ist die günstigste Zeit zur Befruchtung ungefähr eine Stunde nach der Bildung des Vorkernes. Wenn man um diese Zeit den Spermatozoen gestattet, mit dem Ei in Berührung zu kommen, so verwickeln sich ihre Köpfe bald in der das Ganze umhüllenden schleimigen Haut. Nun erhebt sich von der oberflächlichen Protoplasmaschicht des Eies eine Vorragung, welche gegen das am nächsten gelegene Spermatozoon hinweist und weiter wächst, bis sie mit dem letzteren in Berührung kommt (Fig. 31, *A* und *B*).

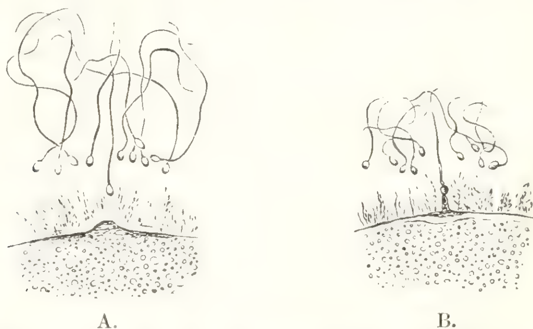


Fig. 31. Kleiner Abschnitt des Eies von *Asterias glacialis*. Die Spermatozoen sind bereits in die schleimige Haut verwickelt. In *A* beginnt sich eine Vorragung von der Oberfläche des Eies gegen das nächst gelegene Spermatozoon zu erheben, und bei *B* sind das Spermatozoon und die Vorragung zusammengetroffen. (Copie nach Fol.)

Unter normalen Verhältnissen ist dasjenige Spermatozoon, welches der Vorragung gegenüberliegt, das einzige, das bei der Befruchtung thätig ist, und zwar findet es seinen Weg in das Ei hinein, indem es durch die Vorragung hindurchgeht. Der Schwanz des Spermatozoons, der keine weitere Beweglichkeit zeigt, bleibt noch einige Zeit, nachdem sich der Kopf bereits hineingebohrt hat, sichtbar, allein bald nimmt seine Stelle ein blasser kugelförmiger Körper ein, welcher jedoch

wahrscheinlich theilweise das Product einer Umwandlung des Schwanzes selbst darstellt (Fig. 32). Schliesslich wird derselbe in die Masse des Eies aufgenommen.

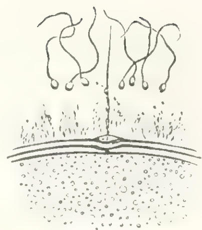


Fig. 32. Ein Theil des Eies von *Asterias glacialis* nach dem Eintritte des Spermatozoons in das Ei. Die Figur zeigt die Vorragung des Eies, durch welche das Spermatozoon eingetreten ist. Es hat sich eine Dottermembran mit einer kraterförmigen Oeffnung deutlich ausgebildet. (Copie nach Fol.)

Im Augenblicke der Berührung zwischen Spermatozoon und Ei erhebt sich die äusserste Schicht des Protoplasmas des letzteren in Gestalt einer deutlichen Membran, welche sich vom Ei absondert und den Eintritt weiterer Spermatozoen verhindert. An der Stelle, wo das eine Spermatozoon eintrat, bleibt jedoch eine kraterförmige Oeffnung in der Membran zurück, in welcher man anfänglich noch den umgewandelten Schwanz des Spermatozoons herausragen sehen kann (Fig. 32).

Der Kopf des Spermatozoons stellt, sobald er in das Ei gelangt ist, einen Kern dar, für welchen man passender Weise den Namen **männlicher Vorkern** wählen kann. Er nimmt an Grösse zu, wahrscheinlich indem er Material aus dem Ei aufnimmt, und rings um ihn bildet sich ein heller, von Dotterkörnchen freier Raum. Kurz nach seiner Bildung nimmt auch das Protoplasma in seiner Umgebung eine radiäre Anordnung an (Fig. 33). An welchem Punkte immer das Spermatozoon eingetreten sein mag, stets wandert es allmählich gegen den weiblichen Vorkern hin. Der letztere, um welchen das Protoplasma nicht mehr radiär angeordnet ist, bleibt bewegungslos liegen, bis die vom männlichen Vorkern ausgehenden Strahlen mit ihm in Berührung kommen, worauf er seinen Zustand der Ruhe mit einem Zustande der Thätigkeit vertauscht und sehr rasch dem männlichen Vorkern sich annähert, offenbar vermöge der ihm zukommenden amoeboiden Zusammenziehungen, um sich schliesslich mit demselben zu vereinigen (Fig. 34—36).

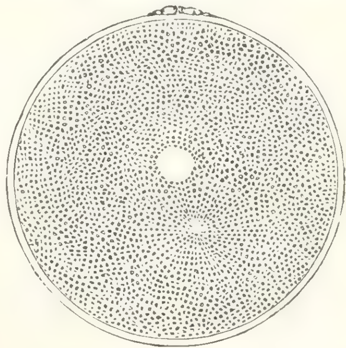


Fig. 33. Ei von *Asterias glacialis* mit dem männlichen und weiblichen Vorkern und einer radiären Streifung des Protoplasmas in der Umgebung des ersteren. (Copie nach Fol.



Fig. 34. 35 und 36. Drei successive Stadien in der Verschmelzung des männlichen und weiblichen Vorkerns bei *Asterias glacialis*. Am lebenden Ei beobachtet. (Copie nach Fol.)

Wenn sich der männliche Vorkern dem weiblichen annähert, so sendet der letztere nach SELENKA protoplasmatische Fortsätze aus, welche den ersteren umfassen. Die wirkliche Verschmelzung findet nicht eher statt, als bis die beiden Vorkerne einige Zeit mit einander in Berührung gestanden haben. Während sich beide Vorkerne einander annähern, zeigt auch das Protoplasma des ganzen Eies amoeboide Bewegungen.

Das Product der Verschmelzung beider Vorkerne stellt den ersten Furchungskern dar (Fig. 37), welcher jedoch bald in die zwei Kerne der beiden ersten Furchungskugeln zerfällt.

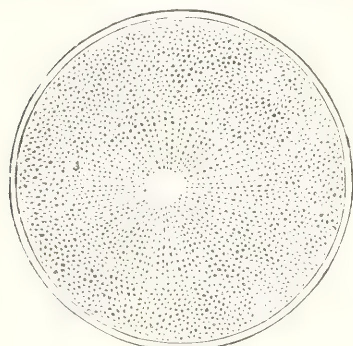


Fig. 37. Ei von *Asterias glacialis*, nach der Verschmelzung des männlichen und des weiblichen Vorkerns. (Copie nach FOL.)

Die Erscheinung, welche soeben beschrieben wurde, besteht wesentlich in der Verschmelzung einer männlichen mit einer weiblichen Zelle. Bei diesem Acte verschmelzen sowohl das Protoplasma beider Zellen als auch ihre Kerne mit einander, da ja das ganze Spermatozoon, welches in das Ei aufgenommen wurde, eine Zelle darstellt, deren Kern durch den Kopf repräsentirt wird.

Es ist klar, dass das Ei nach der Befruchtung ein ganz anderer Körper ist als das Ei vor diesem Acte, und wäre nicht der Gebrauch desselben Ausdrucks für die beiden Zustände des Eies allgemein üblich geworden, so möchte die Einführung eines besonderen Ausdruckes, wie z. B. Oosperm, für das Ei nach seiner Vereinigung mit dem Spermatozoon viel passender erscheinen.

Von den früheren Beobachtungen über diesen Gegenstand braucht vielleicht nur eine von E. VAN BENEDEN am Ei des Kaninchens erwähnt zu werden, durch welche zuerst die Gegenwart zweier Kerne vor dem Beginn der Furchung nachgewiesen wurde. BÜTSCHLI war der Erste, welcher durch seine Beobachtungen an *Rhabditis dolichura* nachwies, dass der erste Furchungskern aus der Verschmelzung zweier Kerne entsteht, und dasselbe wurde später mit grösserer Ausführlichkeit von AUERBACH (76) für *Ascaris nigrovenosa* gezeigt. Keiner dieser Autoren jedoch gab anfänglich die richtige Erklärung seiner Ergebnisse. In etwas späterer Zeit gelangte BÜTSCHLI (80) zu dem Schlusse, dass in einer grossen Zahl von Fällen (*Lymnaeus*, *Nephelis*, *Cucullanus* etc.) der fragliche Kern durch die Verschmelzung zweier oder mehrerer Kerne entstanden sei, und STRASBURGER nahm zuerst ein ähnliches Verhalten für *Phallusia* an, nahm dies jedoch später zurück. Wenn nun auch BÜTSCHLI's Darstellung, wie es scheint, auf einer falschen Erklärung des Gesehenen beruht, so gelangte er nichtsdestoweniger doch zu einer richtigen Ansicht in Betreff dessen, was bei der Befruchtung vorgeht. VAN BENEDEN (78) beschrieb

bei dem Kaninchen die Bildung des ursprünglichen Furchungskernes aus zwei Kernen, einem peripherischen und einem centralen, und folgerte aus diesen Beobachtungen, dass der peripherische Kern vom Samenelement abstamme. Es war jedoch OSCAR HERTWIG (89) vorbehalten, bei *Echinus lividus* den Eintritt eines Spermatozoons in das Ei und die Entstehung des männlichen Vorkernes aus demselben genau darzustellen.

Die allgemeine Thatsache, dass die Befruchtung in der Verschmelzung eines Spermatozoons und eines Eies besteht, ist nun für zahlreiche Formen aus der grossen Mehrzahl von Gruppen der wirbellosen Thiere nachgewiesen worden (Arthropoden und Rotiferen ausgenommen). Für die Wirbelthiere ist gleichfalls durch E. VAN BENEDEN gezeigt worden, dass der erste Furchungskern sich durch die Vereinigung des männlichen und weiblichen Vorkernes bildet. CALBERLA und KUPFFER und BENECKE haben uns damit bekannt gemacht, wie ein einzelnes Spermatozoon in das Ei von *Petromyzon* eindringt.

Die Berührung des Spermatozoons mit der Eihaut verursacht bei *Petromyzon* active Bewegungen des Protoplasmas des Eies und eine Zurückziehung des Protoplasmas von der Eihaut.

Bei den Amphibien hat sich das Auftreten eines eigenthümlichen pigmentirten Streifens, welcher von der Oberfläche des pigmentirten Pols des Eies aus nach innen sich erstreckt und in einem hellen Raum an seinem innern Ende einen Kern enthält, nach den Beobachtungen von BAMBECKE (77) und HERTWIG (90) als das Resultat der Befruchtung herausgestellt. Es kann kaum bezweifelt werden, dass dieser Kern der männliche Vorkern ist und dass der pigmentirte Streifen seinen Weg von aussen nach innen andeutet. HERTWIG hat gezeigt, dass man in unmittelbarer Nähe desselben einen andern Kern findet, den weiblichen Vorkern, und dass beide sich schliesslich mit einander vereinigen. Bei den Amphibien sind also die die Befruchtung begleitenden Erscheinungen offenbar von derselben Natur wie bei den wirbellosen Thieren. Dann ist auch durch SALENSKY eine vollkommen den Erscheinungen bei den Amphibien entsprechende Reihe im Ei des Störs aufgedeckt worden.

Obgleich zwischen den neuesten Beobachtungen von HERTWIG, FOL, SELENKA, STRASBURGER etc. im allgemeinen bezüglich der wichtigsten, mit dem Eintritte eines einzelnen Spermatozoons in das Ei zusammenhängenden Thatsachen sowie bezüglich der Bildung des männlichen Vorkerns und seiner Verschmelzung mit dem weiblichen Vorkern Uebereinstimmung besteht, so gibt es doch in den verschiedenen Beschreibungen noch zahlreiche Differenzen über das Detail, welche theilweise ohne Zweifel von den Schwierigkeiten der Beobachtung abhängen, theilweise aber auch davon, dass die Beobachtungen nicht alle an derselben Species angestellt worden sind. HERTWIG geht nicht weiter auf das Einzelne bezüglich des wirklichen Eintritts des Spermatozoons in das Ei ein, aber in seiner letzten Arbeit deutet er an, dass sich in den Ereignissen, welche auf die Befruchtung folgen, bedeutende Verschiedenheiten beobachten

lassen, je nach der relativen Periode, zu welcher jene stattfand. Wenn bei *Asterias* die Befruchtung ungefähr eine Stunde, nachdem das Ei abgelegt wurde, und vor der Bildung der Polzellen bewirkt wird, so scheint der männliche Vorkern anfänglich nur geringen Einfluss auf das Protoplasma auszuüben, allein nach der Bildung der zweiten Polzelle treten die radiären Streifen in seiner Umgebung sehr stark hervor und der Vorkern nimmt sehr rasch an Grösse zu. Wenn er sich schliesslich mit dem weiblichen Vorkern vereinigt, so ist er eben so gross wie letzterer. In dem Falle aber, wo die Befruchtung vier Stunden lang hinausgeschoben wird, erreicht der männliche Vorkern niemals die Grösse des weiblichen. In Bezug auf den Einfluss der Zeit, zu welcher die Befruchtung stattfindet, scheint *Asterias* als Typus dienen zu können. So tritt bei den Hirudineen, Mollusken und Nematoiden die Befruchtung normaler Weise stets ein, bevor die Bildung der Polkörper vollendet ist, und dementsprechend ist auch der männliche Vorkern eben so gross wie der weibliche. Bei *Echinus* anderseits, wo die Polkörper schon im Eierstock gebildet werden, findet man den männlichen Vorkern stets klein.

Selenka, welcher die Bildung des männlichen Vorkerns bei *Toxopneustes variegatus* untersucht hat, weicht in verschiedenen Punkten von Fol ab. Er findet, dass gewöhnlich, wenn auch nicht immer, ein einziges Spermatozoon ins Ei eintritt und dass, obgleich der Eintritt an jeder beliebigen Stelle der Oberfläche stattfinden kann, er doch im allgemeinen an dem Punkte vor sich geht, welcher durch eine kleine Vorragung gekennzeichnet ist, wo die Polzellen sich gebildet haben. Das Spermatozoon bahnt sich seinen Weg anfänglich durch die schleimige Umhüllung des Eies, innerhalb welcher es herumschwimmt, und dann bohrt es sich mit seinem Kopfe in die polare Vorragung ein.

Bis jetzt haben wir einen sehr wichtigen Punkt nur im Vorbeigehen berührt, nämlich die Anzahl der Spermatozoen, welche nothwendig ist, um die Befruchtung zu bewirken.

Das übereinstimmende Zeugniss beinah sämmtlicher Beobachter scheint darzuthun, dass es zu diesem Zwecke eines einzigen bedarf. Allein die Anzahl der genau geprüften Fälle ist noch zu gering, um eine sichere Verallgemeinerung zu gestatten.

Sowohl Hertwig als Fol haben Beobachtungen angestellt, deren Resultat war, dass mehrere Spermatozoen in das Ei eintraten. Fol findet, dass, wenn die Befruchtung allzulange aufgeschoben wurde, die Dottermembran sich verhältnissmässig sehr langsam bildete und auf diese Weise mehrere Spermatozoen einzudringen im stande waren. Jedes Spermatozoon bildet dann einen besonderen Vorkern mit einem denselben umhüllenden Stern und es verschmelzen gewöhnlich mehrere männliche Vorkerne mit dem weiblichen Vorkern. Jeder männliche Vorkern scheint auf andere männliche Vorkerne einen abstossenden Einfluss auszuüben, dagegen vom weiblichen Vorkern angezogen zu werden. Wenn nun mehrere männliche Vorkerne vorhanden sind, so verläuft die Furchung unregelmässig und die daraus entstehenden Larven sind Missbildungen. Diese Behauptungen von Fol und

HERTWIG stehen bis zu einem gewissen Grade in Widerspruch mit den späteren Resultaten von SELENKA. Bei *Toxopneustes variegatus* findet der letztere Forscher, dass, obgleich die Befruchtung gewöhnlich durch ein einzelnes Spermatozoon bewirkt wird, doch mehrere an dem Acte theilnehmen können. Die Entwicklung bleibt jedoch dabei normal, mindestens bis zum Gastrulastadium, auch wenn drei oder selbst vier Spermatozoen beinah gleichzeitig ins Ei eintraten. Unter solchen Umständen bildet wieder jedes Spermatozoon seinen besonderen Vorkern und Stern. SELENKA ist der Meinung (wahrscheinlich mehr aus apriorischen Gründen als in Folge directer Beobachtung), dass die normale Entwicklung nicht eintreten könne, wenn mehr als ein männlicher Vorkern mit dem weiblichen Vorkern verschmilzt, und er glaubt, dass, wo er doch eine normale Entwicklung auch nach dem Eintritte von mehr als einem Spermatozoon beobachtet hat, die grosse Mehrzahl der männlichen Vorkerne absorbirt worden sei.

Es mag noch hinzugefügt werden, dass, während die Beobachtungen von FOL und HERTWIG eingestandenermaassen an Eiern angestellt wurden, bei welchen die Befruchtung so lange aufgeschoben worden war, dass sie nicht mehr ihre anfängliche Lebendigkeit zeigten, SELENKA's Untersuchungen nur an vollkommen frischen Eiern gemacht wurden; und es scheint nicht unmöglich, dass die pathologischen Symptome an den von den beiden ersteren Forschern aufgezogenen Embryonen auf dem unvollkommenen Zustande des Eies und nicht auf dem Eintritte von mehr als einem Spermatozoon beruht haben mögen. Dies ist jedoch natürlich nur eine Vermuthung, welche durch neue Beobachtungen bestätigt werden muss.

KUPFFER und BENECKE haben ferner gezeigt, dass, obgleich bei *Petromyzon* nur ein Spermatozoon unmittelbar in das Ei eindringt, doch noch andere durch die Dotterhaut hindurchgehen und von einer eigenthümlichen protoplasmatischen Vorragung des Eies aufgenommen werden, welche nach der Befruchtung erscheint.

Der Befruchtungsact lässt sich also darstellen als eine Verschmelzung des Eies und des Spermatozoons, und der wichtigste Zug an diesem Acte scheint die Vereinigung eines männlichen und eines weiblichen Kernes zu sein; dies erhellt nicht allein aus der thatsächlichen Verschmelzung zweier Vorkerne, sondern tritt noch deutlicher durch die Thatsache hervor, dass der weibliche Vorkern ein Product des Kernes eines primitiven Eies und der männliche Vorkern der metamorphosirte Kopf des Spermatozoons ist, welcher, wie oben dargelegt wurde, wenigstens einen Theil des Kernes der primitiven Spermazelle enthält. Die Spermazellen aber entstehen aus Zellen, welche nicht von primitiven Eiern zu unterscheiden sind, so dass also die Verschmelzung, welche bei der Befruchtung Platz greift, eine Verschmelzung von morphologisch gleichen Theilen bei beiden Geschlechtern darstellt.

Diese Folgerungen schliessen sich in sehr befriedigender Weise der in der Einleitung angenommenen Ansicht an, dass die Befruchtung bei den Metazoen vom Conjugationsprocesse der Protozoen abzuleiten sei.

Zusammenfassung.

In den Fällen, die wir wahrscheinlich als normale betrachten dürfen, wird die Reifung und Befruchtung des Eies von der folgenden Reihe von Erscheinungen begleitet.

1) Verlagerung des Keimbläschens nach der Oberfläche des Eies hin.

2) Absorption der Membran des Keimbläschens und Umwandlung des Keimflecks und des Kernnetzwerkes.

3) Annahme eines spindelförmigen Charakters durch die Ueberbleibsel des Keimbläschens, — Ueberbleibsel, welche wahrscheinlich theilweise aus dem Keimfleck gebildet sind.

4) Eintritt des einen Endes der Spindel in eine protoplasmatische Vorragung an der Oberfläche des Eies.

5) Theilung der Spindel in zwei Hälften, von welchen die eine im Ei zurückbleibt, während die andere in der Vorragung steckt, wobei sich zugleich die Vorragung nahezu vom Ei abschnürt.

6) Bildung einer zweiten Polzelle auf gleiche Weise wie bei der ersten, wobei immer noch ein Theil der Spindel im Ei zurückbleibt.

7) Umwandlung des im Ei zurückbleibenden Theils der Spindel in einen Kern, den weiblichen Vorkern.

8) Verlagerung des weiblichen Vorkerns nach dem Mittelpunkte des Eies hin.

9) Eintritt eines einzigen Spermatozoons in das Ei.

10) Umwandlung des Kopfes des Spermatozoons in einen Kern — den männlichen Vorkern.

11) Auftreten von radiären Streifen in der Umgebung des männlichen Vorkerns, welcher allmählich gegen den weiblichen Vorkern hinwandert.

12) Verschmelzung des männlichen und des weiblichen Vorkerns, um den ersten Furchungskern zu bilden.

76) Auerbach. *Organologische Studien*, Heft 2. Breslau, 1874.

77) Bambeke. „Recherches s. l'Embryologie des Batraciens." *Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 2me sér., T. LXI, 1876.

78) E. van Beneden. „La Maturation de l'Oeuf des Mammifères." *Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 2me sér., T. XL. No. 12, 1875.

79) Idem. „Contributions à l'Histoire de la Vésicule Germinative, etc." *Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 2me sér., T. XLI. No. 1, 1876.

80) O. Bütschli. *Eizelle, Zelltheilung und Conjugation der Infusorien.* Frankfurt, 1876.

81) F. M. Balfour. „On the Phenomena accompanying the Maturation and Impregnation of the Ovum." *Quart. J. of Microsc. Science*, Vol. XVIII, 1878.

82) Calberla. „Befruchtungsvorgang beim Ei von *Petromyzon Planeri.*" *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXX.

83) W. Flemming. „Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden." *Sitz. d. k. Akad. Wien*, Bd. LXXI, 1875.

84) H. Fol. „Die erste Entwicklung des Geryonideneies." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. VII, 1873.

85) Idem. „Sur le Développement des Ptéropodes." *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, Vol. IV und V, 1875—76.

86) Idem. „Sur le Commencement de l'Hénogénie." *Archives des Sciences Physiques et Naturelles.* Genève, 1877.

87) Idem. *Recherches sur l. Fécondation et l. commenc. d. l'Hénogénie.* Genève, 1879.

88) R. Greeff. „Ueber den Bau u. die Entwicklung der Echinodermen.“ *Sitzungsber. der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwiss. zu Marburg*, No. 5, 1876.

89) Oscar Hertwig. „Beiträge z. Kenntniss d. Bildung u. s. w. d. thier. Eies.“ *Morphologisches Jahrbuch*, Vol. I, 1876.

90) Idem. Ibid. *Morphologisches Jahrbuch*, Vol. III, Heft 1, 1877.

91) Idem. „Weitere Beiträge, etc.“ *Morphologisches Jahrbuch*, Vol. III, 1877, Heft 3.

92) Idem. „Beiträge z. Kenntniss, etc.“ *Morphologisches Jahrbuch*, Vol. IV, Heft 1 und 2, 1878.

93) N. Kleinenberg. *Hydra.* Leipzig, 1872.

94) C. Kupffer u. B. Benecke. *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen.* Königsberg, 1878.

95) J. Oellacher. „Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthiereie.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. VIII, 1872.

96) W. Salensky. „Befruchtung u. Furchung des Sterlet-Eies.“ *Zoologischer Anzeiger*, No. 11, 1878.

97) E. Selenka. *Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus.* Leipzig, 1878.

98) Strasburger. *Ueber Zellbildung u. Zelltheilung.* Jena, 1876.

99) Idem. *Ueber Befruchtung u. Zelltheilung.* Jena, 1878.

100) C. O. Whitman. „The Embryology of Clepsine.“ *Quart. J. of Micr. Science*, Vol. XVIII, 1878.

III. CAPITEL.

DIE FURCHUNG DES EIES.

Das unmittelbare Ergebniss der Verschmelzung des männlichen und des weiblichen Vorkernes ist die Furchung oder die Theilung des Eies, gewöhnlich in zwei, vier, acht u. s. w. Theile. Die Furchung lässt sich von zwei Gesichtspunkten aus betrachten, nämlich 1) in Bezug auf die Natur der Lebensvorgänge, welche während dieses Ereignisses im Innern des Eies stattfinden, die wir als innere Furchungserscheinungen bezeichnen können, und 2) in Bezug auf die äussern Charaktere der Furchung.

Innere Furchungserscheinungen.

Im Laufe der letzten Jahre sind zahlreiche Darstellungen von den innern Furchungserscheinungen gegeben worden. Der neueste Beitrag über diesen Gegenstand rührt von Fol her (87). Er scheint darin erfolgreicher als andere Beobachter gewesen zu sein, dass er eine vollkommene Geschichte der Veränderungen, welche Platz greifen, verfolgen konnte, und es ist daher wohl passend, als Typus das Ei von *Toxopneustes (Echinus) lividus* zu nehmen, an welchem seine vollständigste Beobachtungsreihe angestellt worden ist. Die Veränderungen, welche dabei vor sich gehen, können in eine Reihe von Stadien eingetheilt werden. Unmittelbar nach der Verschmelzung des männlichen und des weiblichen Vorkernes enthält das Ei einen centralen Furchungskern.

Im ersten Stadium bildet sich eine vom Plasma der Zelle abstammende helle protoplasmatische Schicht rings um den Kern, von welchem eine Anzahl radiärer Streifen nach aussen hin abgehen, die jedoch nur durch die radiäre Anordnung der zwischen ihnen befindlichen Dotterkörnchen bemerkbar werden. Während dieses Vorganges bleibt der Kern selbst vollkommen passiv.

Im zweiten Stadium wird der Kern weniger deutlich sichtbar und etwas in die Länge gezogen und rings um ihn ordnet sich die protoplasmatische Schicht des ersten Stadiums in Gestalt eines scheiben-

förmigen Ringes an, den FOL mit den Saturnsringen vergleicht. Die Protoplasmastrahlen nehmen ihren Ursprung immer noch von dem den Kern umgebenden Protoplasma. Dieses Stadium hat eine ansehnliche Dauer (20 Minuten).

Im dritten Stadium wird das den Kern umgebende Protoplasma nach den beiden Kernpolen hin verschoben, an deren jedem es eine helle Masse darstellt, welche von einer sternförmigen, durch radiäre Streifen gebildeten Figur umgeben wird. Der Kern lässt sich im frischen Zustande kaum wahrnehmen, aber wenn er durch Reagentien zur Ansicht gebracht wird, so findet man, dass er sehr zahlreiche stark lichtbrechende Körnchen enthält und immer noch von einer Membran umhüllt wird.

Im vierten Stadium hat der Kern, wenn er mit Reagentien behandelt wird, die wohlbekannte Spindelform angenommen. Die Streifen, aus welchen sich diese zusammensetzt, reichen continuirlich von dem einen Ende der Spindel zum andern und sind in der Mitte verdickt. Die mittleren Verdickungen stellen die sogenannte Kernplatte dar. Die hellen protoplasmatischen Massen und Sterne sind wie zuvor an den Spitzen des Kernes vorhanden und die Strahlen der letzteren convergiren dort, als ob sie sich im Mittelpunkt der hellen Massen vereinigen wollten, hören aber an der Peripherie derselben plötzlich auf. Es findet sich keine Spur einer Membran, sei es um die Kernspindel, sei es um die hellen Massen herum, und im Mittelpunkt der letzteren findet man eine Anhäufung von Körnchen. Die Strahlen der Polsterne sind sehr zart, aber deutlich.

Zwischen dem Stadium mit einer vollkommen ausgebildeten Spindel und dem vorhergehenden sind die Zwischenstufen für *Toxopneustes* nicht beobachtet worden, aber für die Heteropoden ist FOL im stande gewesen zu zeigen, dass die Streifen der Spindel und ihre centralen Verdickungen ebenso wie in den Fällen, wo die Spindel vom Keimbläschen abstammt, durch Umwandlung des Netzwerkes des Kernes gebildet werden. Sie beginnen sich an den beiden Polen zu entwickeln und stehen dann (bei den Heteropoden) in unmittelbarer Berührung mit den Streifen der Sterne. Allmählich wachsen die Streifen gegen das Centrum des Kernes hin und begegnen sich daselbst.

Im fünften Stadium sondern sich die mittleren Verdickungen der Spindel in zwei Gruppen, welche symmetrisch nach aussen hin gegen die hellen Massen wandern, während welchen Vorganges sie an Grösse zunehmen. Sie bleiben jedoch eine kurze Zeit hindurch noch durch zarte Fädchen mit einander vereinigt — welche von FOL als Connectiv-Filamente bezeichnet werden —, die aber sehr bald verschwinden. Die hellen Massen nehmen gleichfalls an Grösse zu. Während dieses Stadiums zeigt das Protoplasma des Eies lebhafte amoeboide Bewegungen, welche die Theilung einleiten.

Im sechsten Stadium, welches beginnt, wenn die mittleren Verdickungen der Spindel die hellen Polmassen erreicht haben, wird die Theilung des Eies in zwei Hälften durch eine äquatoriale Einschnürung

bewirkt, die rechtwinklig auf der langen Axe des Kernes steht. Die innere Dottermembran folgt der Furche eine kurze Strecke weit, aber sie theilt sich nicht ebenso wie das Ei. Während dieses Stadiums hört aller Zusammenhang zwischen den beiden Theilen der Spindel auf und die Verdickungen der Spindelfasern lassen eine Anzahl kugeliger, blasenartiger Körperchen entstehen, welche in die hellen Massen eintreten und sich mit den daselbst befindlichen Körnchen vermischen. Die Strahlen der Sterne erstrecken sich nun um den ganzen Umfang einer jeden der hellen Massen herum.

Im siebenten Stadium verlängern sich die beiden hellen Massen und wandern gegen die Aussenseiten ihrer Segmente hin, während die mit ihnen zusammenhängenden Strahlen etwas gekrümmt werden, als ob bei der Bewegung der hellen Massen ein gewisser Zug auf sie ausgeübt worden wäre. Bald nachher beginnen die kugeligen Bläschen, deren jedes wie ein kleiner Kern aussieht und einen centralen Nucleolus enthält, sich mit einander zu vereinigen und mit den benachbarten Körnchen zu verschmelzen. Innerhalb jedes Segmentes vereinigen sie sich vollständig, um einen Kern zu bilden, welcher die Substanz der hellen Massen in sich aufnimmt. Der neue Kern stammt daher theilweise von der Theilung des alten und theilweise vom Plasma der Zelle ab. Die beiden durch die Theilung gebildeten Segmente sind anfänglich kugelförmig, aber bald platten sie sich gegen einander ab. Bei jeder späteren Theilung dieser Zellen wiederholt sich die Gesammtheit der oben geschilderten Veränderungen.

Es scheint, als ob die soeben beschriebenen Erscheinungen mit bemerkenswerther Constanz und ohne irgendwie erhebliche Abweichungen bei der Furchung der meisten Eier vor sich gehen.

Die Theilung des Eies stellt nur einen Specialfall der Zelltheilung dar, und es erscheint daher wichtig, zu bestimmen, in welchem Umfange die Erscheinungen der gewöhnlichen Zelltheilung mit denjenigen in Zusammenhang stehen, welche bei der Theilung des Eies ablaufen. Ohne hier schon eine eingehende Erörterung dieses Gegenstandes zu versuchen, will ich mich auf einige wenige Bemerkungen beschränken, welche durch die Beobachtungen von Flemming, Peremeschko und Klein veranlasst werden. Die Beobachtungen dieser Forscher zeigen, dass im Verlaufe der Theilung der Kerne beim Salamander, Molch u. s. w. das Kernnetzwerk eine Reihe eigenthümlicher Formveränderungen erleidet und sich, nachdem die Membran des Kernes verschwunden ist, in zwei Massen theilt. Diese Massen bilden die Grundlage für die neuen Kerne und sie wandeln sich wieder in ein gewöhnliches Kernnetzwerk um, nachdem sich in der umgekehrten Ordnung alle die Formveränderungen wiederholt haben, welche das Netzwerk vor seiner Theilung erfahren hatte.

Es ist ohne weitere Erklärung einleuchtend, dass die Umwandlung des Kernnetzwerkes des Furchungskerns in die Streifen der Spindel nur einen speciellen Fall derselben Erscheinung darstellt, wie sie zuerst von Flemming beim Salamander beschrieben wurde. Gleichwohl bestehen

einige erhebliche Unterschiede. In erster Linie vereinigen sich die Fasern beim Salamander nach FLEMMING nicht in der Mittellinie, obgleich dies beim Molch der Fall zu sein scheint. Es kann dieser Umstand natürlich nicht als eine Thatsache von grosser Bedeutung betrachtet werden und ebensowenig darf man das Vorhandensein der mittleren Verdickungen der Streifen (der Kernplatte), so constant dasselbe auch für die Theilung des Kernes im Ei ist, so auffassen, als ob es einen fundamentalen Unterschied zwischen den beiden Fällen ausmachte. Wichtiger ist die Thatsache, dass sich die Streifen bei dem Ei nicht abermals in ein Kernnetzwerk umzubilden scheinen oder wenigstens dass keine solche Umbildung nachgewiesen worden ist.

In Bezug auf den letzteren Punkt muss man jedoch bedenken, 1) dass die allmähliche Wanderung der beiden Hälften der Kernplatte nach aussen in gewissem Grade eine Wiederholung in umgekehrter Ordnung der Bildungsweise der Spindelstreifen ist, da ja die Streifen zuerst an den Polen auftraten und ganz allmählich gegen die Mitte der Spindel hinwuchsen, und 2) dass man immer noch darüber im Unklaren ist, wie sich denn die bläschenförmigen Körper, welche aus der Kernplatte entstanden, wieder zu einem Kern zusammenfügen.

Die Schicht von hellem Protoplasma in der Umgebung des Kernes während seiner Theilung findet ihr Homologon bei der Theilung der Kerne des Salamanders und ebenso erkennt man die von diesem ausgehenden Strahlen. KLEIN hat die Vermuthung aufgestellt, dass die ausserhalb des Kernes befindlichen Strahlen der Sterne an den Kernpolen von einer Umwandlung des extranuclearen Netzwerkes abstammen, welches nach seiner Ansicht mit dem intranuclearen Netzwerke in Zusammenhang stehen soll.

Die zarten Connectiv-Filamente, welche gewöhnlich zwischen den beiden Hälften der Kernplatte sichtbar sind, scheinen nach den letzten Beobachtungen von STRASBURGER (104) von der Kernsubstanz zwischen den Streifen der Spindel herzurühren und schliesslich wieder in die neu gebildeten Kerne aufgenommen zu werden.

Wir befinden uns, soweit ich sehen kann, immer noch in vollständiger Ungewissheit in Bezug auf die physikalischen Ursachen der Furchung. Die Ansicht, dass der Kern ein einzelnes Attractionscentrum bilde und dass durch seine Theilung das Attractionscentrum doppelt werde und dadurch eine Theilung verursache, scheint vollkommen unhaltbar zu sein. Die bereits gegebene Beschreibung der Furchungserscheinungen genügt für sich allein schon, um diese Ansicht zurückzuweisen. Auch wird sie nicht im geringsten durch die (durch HALLEZ bekannt gewordene) Thatsache bewiesen, dass die Theilungsebene der Zelle stets eine bestimmte Beziehung zu der Richtung der Axe des Kernes besitzt.

Die Argumente, mit welchen KLEINENBERG (93) darzuthun versuchte, dass die Zelltheilung eine Erscheinung sei, welche durch Veränderungen im Molecularzusammenhange des Protoplasmas des Eies verursacht werde, behalten nach meiner Ansicht immer noch ihre

Gültigkeit, allein die neuesten Beobachtungen über die Veränderungen, welche während der Theilung im Kerne Platz greifen, deuten an, dass die Molecularveränderungen, die im Cohäsionszustand des Protoplasmas vor sich gehen, innige Beziehungen zu denen im Kerne haben und möglicherweise durch dieselben veranlasst worden sind. Diese Veränderungen im Cohäsionszustand werden durch eine Reihe von Molecularveränderungen hervorgerufen, deren äussere Andeutungen man in den sichtbaren Veränderungen der Constitution des Zellkörpers und des Kernes vor der Theilung beobachten kann.

LITERATUR.

Neben den bereits im letzten Capitel citirten Abhandlungen siehe noch:

101) W. Flemming. „Beiträge zur Kenntniss der Zelle u. ihrer Lebenserscheinungen." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XVI, 1878.

102) E. Klein. „Observations on the glandular epithelium and division of nuclei in the skin of the Newt." *Quart. J. of Micr. Science*, Vol. XIX, 1879.

103) Peremeschko. „Ueber die Theilung der thierischen Zellen." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XVI, 1878.

104) E. Strasburger. „Ueber ein z. Demonstration geeignetes Zelltheilungsobject." *Sitz. d. Jenaischen Gesellsch. f. Med. u. Naturwiss.*, 18. Juli, 1879.

Aeussere Merkmale der Furchung.

Bei dem einfachsten uns bekannten Furchungstypus theilt sich das Ei vor allem in zwei, dann in vier, acht, sechzehn, zweiunddreissig, vierundsechzig u. s. w. Zellen (Fig. 38). Diese Zellen

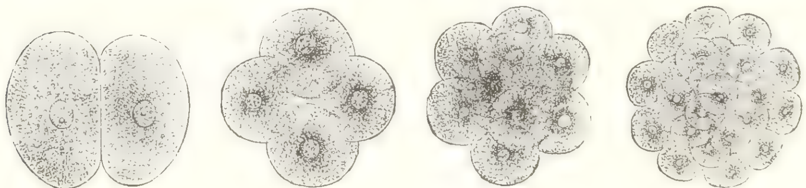


Fig. 38. Verschiedene Stadien des Furchungsprocesses. (Nach Gegenbaur.)

werden, so lange sie verhältnissmässig gross sind, gewöhnlich als Segmente oder Furchungskugeln bezeichnet. Am Ende einer solchen einfachen Furchung hat sich das Ei in eine Kugel umgewandelt, welche aus lauter Segmenten von gleichförmiger Grösse zusammengesetzt ist. Diese Segmente stellen in der Regel eine Wand von der Dicke einer einzigen Zellreihe (Fig. 39 *E*) rings um eine centrale Höhlung dar, welche unter dem Namen der Furchungshöhle oder der von Baer'schen Höhle bekannt ist. Eine solche Kugel wird als Blastosphaere bezeichnet. Die centrale Höhle kommt meist sehr

früh im Verlauf der Furchung zum Vorschein, in den meisten Fällen sogar, wenn erst vier Segmente vorhanden sind (Fig. 39 *B*).

In anderen Fällen, welche jedoch seltener sind als diejenigen, in welchen man eine Furchungshöhle beobachtet, kann man keine Spur einer centralen Höhlung finden und am Ende der Furchung ist die Kugel vollständig solid. In solchen Fällen nennt man die solide Kugel eine Morula. Eine solche findet sich bei manchen Schwämmen, bei vielen Coelenteraten, bei einigen Nemertinen etc. und bei den Säugethieren, in welcher Gruppe jedoch die Furchung nicht ganz regelmässig verläuft. Es sind aber alle möglichen Uebergangszustände zwischen einer grossen Furchungshöhle und einer sehr kleinen centralen Höhlung, die von mehr als einer einzigen Zellreihe umgeben sein kann, beschrieben worden.

Die Furchungshöhle zeigt gelegentlich, wie bei *Sycandra* und den Ctenophoren, die Form einer axialen Durchbohrung des Eies, welche an beiden Enden offen ist.

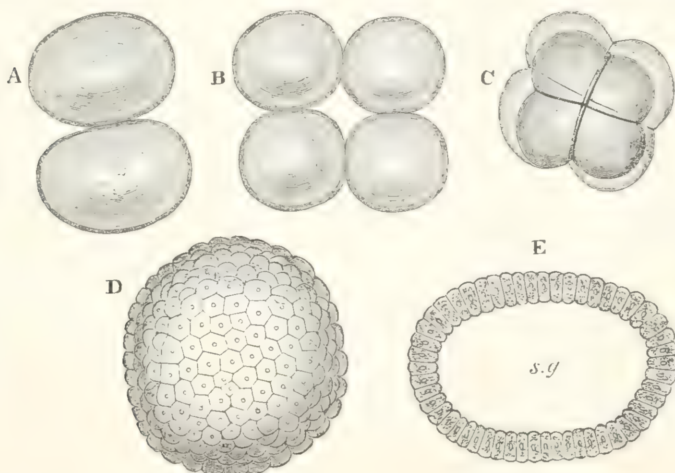


Fig. 39. Furchung von *Amphioxus*. (Copie nach KOWALEVSKY.)
sg. Furchungshöhle. — *A*. Stadium mit zwei gleichen Segmenten. *B*. Stadium mit vier gleichen Segmenten. *C*. Nächstes Stadium, nachdem die vier Segmente sich durch eine äquatoriale Furche in acht gleiche Segmente getheilt haben. *D*. Stadium, in welchem eine einzige Zellschicht eine centrale Furchungshöhle umschliesst. *E*. Etwas älteres Stadium im optischen Querschnitt.

Wenn man den Verlauf der regelmässigen Furchung etwas genauer untersucht, so findet man, dass er gewöhnlich einen ziemlich bestimmten Rhythmus verfolgt. Das Ei wird zuerst durch eine Ebene, welche man vertical nennen kann, in zwei gleiche Theile zerlegt (Fig. 39 *A*). Auf diese Theilung folgt eine zweite gleichfalls durch eine verticale Ebene, die aber auf der ersten rechtwinklig steht und durch welche jedes der vorher vorhandenen Segmente halbirt wird (Fig. 39 *B*). Bei der dritten Furchung liegt die Theilungsebene horizontal oder äquatorial und sie theilt jedes der vier Segmente in

zwei Hälften, so dass acht Segmente vorhanden sind (Fig. 39 *C*). In der vierten Periode erfolgt die Furchung nach zwei verticalen Ebenen, welche eine jede einen Winkel von 45 Grad mit einer der vorher erwähnten verticalen Ebenen bilden. Alle bisherigen Segmente werden auf diese Weise abermals in zwei gleiche Hälften zerlegt. In der fünften Periode treten zwei Aequatorialebenen, je eine auf jeder Seite der ursprünglichen Aequatorialebene auf und am Ende dieser Periode hat man also zweiunddreissig Furchungskugeln. In der sechsten Periode bilden sich vierundsechzig Segmente, aber über die vierte und fünfte Periode hinaus wird die ursprüngliche Regelmässigkeit gewöhnlich nicht mehr beibehalten.

In vielen Fällen lässt sich freilich der eben beschriebene Furchungstypus nicht deutlich erkennen. Alles was wahrzunehmen ist, läuft darauf hinaus, dass bei jeder neuen Furchung jedes Segment in zwei gleiche Hälften getheilt wird. Es ist nicht absolut gewiss, ob nicht in allen Fällen eine geringe Ungleichheit in den gebildeten Segmenten besteht, woran man sehr früh erkennen kann, was zum animalen und was zum vegetativen Pole des Eies wird. Eine reguläre Furchung findet man bei Formen aus den meisten Gruppen des Thierreichs. Sie ist sehr gewöhnlich bei Schwämmen und Coelenteraten. Obgleich sie unter den Würmern, soweit wir wissen, weniger verbreitet ist, so findet man sie doch bei vielen niedrigen Typen, z. B. den Nematoiden, Gordiaceen, Trematoden, Nemertinen (bei diesen offenbar regelmässig), bei *Sagitta*, *Chaetonotus*, einigen Gephyreen *(Phoronis)*, und auch bei den Chaetopoden, z. B. bei *Serpula*, obgleich nicht regelmässig. Es ist der gewöhnliche Furchungstypus bei den Echinodermen. Unter den Crustaceen kommt sie (mindestens für die ersten Furchungsstadien) nicht selten bei den niedrigen Formen vor und selbst unter den Amphipoden ist sie beobachtet worden (bei *Phronima)*; sehr selten dagegen ist sie unter den Tracheaten, indem *Podura* das einzige mir bekannt gewordene Beispiel darbietet. Beinah eben so selten ist sie unter den Mollusken, indem sie nur bei *Chiton* vorkommt und bei einigen Nudibranchiaten beinah erreicht wird. Unter den Wirbelthieren kommt sie bei *Amphioxus* vor [1]).

Die meisten der Eier, welche eine vollständig reguläre Furchung zeigen, sind von sehr geringer Grösse und enthalten selten viel Nahrungsdotter. Bei der grossen Mehrzahl der Eier aber findet sich eine ansehnliche Masse von Nahrungsmaterial, gewöhnlich in Form von stark lichtbrechenden Dotterkügelchen. Diese Dotterkügelchen liegen ins Protoplasma des Eies eingebettet, aber in den meisten Fällen sind sie nicht gleichförmig vertheilt, sondern erscheinen an dem einen Pole des Eies weniger dicht zusammengehäuft und kleiner als anderwärts. Wo nun die Dotterkügelchen in geringster Zahl vorhanden sind, da ist das active Protoplasma nothwendiger Weise am stärksten concentrirt und wir können es daher als ein allgemeines Gesetz auf-

[1]) Beim Kaninchen und wahrscheinlich noch anderen Säugethieren ist die Furchung beinahe, wenn auch nicht ganz regulär.

stellen[1]), dass die Schnelligkeit der Furchung in irgend einem Theile des Eies allgemein gesprochen proportional der Concentration des daselbst befindlichen Protoplasmas verläuft, während die Grösse der Segmente in umgekehrtem Verhältniss zur Concentration des Protoplasmas steht. So sind in der That die Segmente, welche aus dem Theile eines Eies hervorgehen, wo die Dotterkügelchen am umfänglichsten sind und daher das Protoplasma die geringste Concentration erreicht hat, stets grösser als die übrigen Segmente und ihre Bildung geht langsamer vor sich.

Obgleich da, wo viel Nahrungsdotter vorhanden ist, derselbe im allgemeinen ungleichmässig vertheilt erscheint, so gibt es doch manchen Fall, in welchem es nicht möglich ist, dies deutlich zu erkennen. In den meisten dieser Fälle jedoch verläuft die Furchung trotzdem ungleichmässig und es ist wahrscheinlich, dass sie nur scheinbare, nicht wirkliche Ausnahmen von dem oben ausgesprochenen Gesetze bilden. Obgleich das Protoplasma vor der Furchung gleichförmig vertheilt sein kann, so sammelt es sich doch in manchen Fällen, z. B. bei Mollusken, Würmern u. s. w. während oder bei Beginn der Furchung an einem Pol besonders an und das eine der entstehenden Segmente besteht dann aus hellem Protoplasma, während sämmtlicher Nahrungsdotter in dem andern grösseren Segmente enthalten ist.

Inaequale Furchung. Der Furchungstypus, zu dessen Beschreibung ich nun übergehe, ist von HAECKEL (105) als „inaequale Furchung" bezeichnet worden, ein Ausdruck, den man passender Weise beibehalten kann. Ich beginne damit, denselben zu beschreiben, wie er bei dem wohlbekannten und typischen Beispiele des Frosches verläuft[2]).

Das reife Ei des gewöhnlichen Frosches und der meisten übrigen schwanzlosen Amphibien zeigt den folgenden Bau. Die eine Hälfte erscheint schwarz und die andere weiss. Die erstere werde ich den

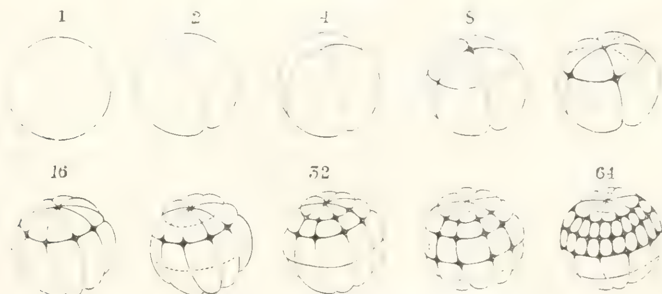


Fig. 40. Furchung des gemeinen Frosches, *Rana temporaria*. (Copie nach ECKER.) Die Ziffern über den Figuren bezeichnen die Anzahl der im betreffenden Stadium gebildeten Segmente.

[1]) Siehe F. M. BALFOUR, „Comparison of the early stages of development in Vertebrates." *Quart. Jour. of Micr. Science*. Juli, 1875.

[2]) Siehe REMAK, *Entwicklung der Wirbelthiere*, und GÖTTE, *Entwicklung der Unke*.

obern, die letztere den untern Pol nennen. Das Ei besteht aus Protoplasma, welches zahlreiche Dotterkügelchen suspendirt enthält. Die grössten darunter befinden sich am untern Pole, die kleineren am obern und die kleinsten von allen liegen in der peripherischen Schicht des obern Poles, in welche auch Pigment eingestreut ist, das die an der Oberfläche sichtbare schwarze Farbe bedingt.

Die zuerst gebildete Furche steht vertical. Sie beginnt an der obern Hälfte des Eies, durch welche sie sich rasch hindurch erstreckt, um sodann in der untern langsam vorzurücken. Sobald die erste Furche durch das ganze Ei hindurchgedrungen ist und die beiden Hälften von einander getrennt sind, kommt eine zweite verticale Furche rechtwinklig zur ersten zum Vorschein und verhält sich in derselben Weise (Fig. 40, *4*).

Die nächste Furche ist äquatorial oder horizontal (Fig. 40, *8*). Sie tritt aber nicht am eigentlichen Aequator des Eies auf, sondern viel näher seinem obern Pole gelegen. Sie dehnt sich rasch rings um das Ei aus und theilt jedes der vier vorhandenen Segmente in zwei Abschnitte, einen grössern und einen kleinern. So hat man denn am Ende dieses Stadiums vier grosse und vier kleine Segmente. An der Kreuzungsstelle aller dieser Ebenen kommt eine Höhlung zum Vorschein, welche die bei den gleichförmig sich furchenden Eiern beschriebene Furchungshöhle ist. Sie nimmt in den folgenden Stadien an Grösse zu. Ihr Dach wird von den kleineren und ihr Boden von den grösseren Zellen gebildet. Auf das Erscheinen der äquatorialen Furche folgt eine Ruheperiode, nach welcher rasch hinter einander zwei verticale Furchen am obern Pol gebildet werden, die jedes der vier Segmente, aus denen der letztere besteht, in zwei zerlegen. Nach einer kurzen Zeit dehnen sich diese Furchen auch auf den untern Pol aus, und wenn sie vollkommen ausgebildet sind, so liegen sechzehn Segmente vor — acht grössere und acht kleinere — (Fig. 40, *16*). Nun tritt abermals eine Pause ein, nach welcher die acht oberen Segmente durch eine äquatoriale Furche getheilt werden, und etwas später zerlegt eine ähnliche Furche auch die acht untern Segmente. Am Ende dieses Stadiums sind demnach sechzehn kleinere und sechzehn grössere Segmente vorhanden (Fig. 40, *32*). Nachdem sodann durch verticale Furchen, welche symmetrisch an beiden Polen auftreten, vierundsechzig Segmente gebildet worden sind (Fig. 40, *64*), erscheinen am obern Pole zwei äquatoriale Furchen, bevor am untern eine neue Furche zu sehen ist, so dass sich dann in der obern Hälfte 128 Segmente, in der untern dagegen nur 32 befinden. In den folgenden Stadien geht die Regelmässigkeit vollständig verloren, aber der obere Pol fährt fort, eine raschere Furchung zu erleiden als der untere. Während die Segmente an Zahl zugenommen haben, hat sich auch die Furchungshöhle sehr rasch vergrössert und am Schlusse der Furchung stellt das Ei eine Kugel dar, welche eine excentrische Höhlung besitzt und aus zwei ungleichen Theilen zusammengesetzt ist (Fig. 41). Der obere Theil, welcher das Dach der

Furchungshöhle darstellt, besteht aus kleinen, der untere aus grösseren, Dotter enthaltenden Zellen.

Der Furchungsvorgang des Froscheies ist typisch für inaequal sich furchende Eier, und es verdient hervorgehoben zu werden, dass, was die ersten drei oder mehr Furchen betrifft, die Furchung bei den inaequal sich theilenden Eiern nach demselben Rhythmus abläuft wie bei denen, welche eine gleichförmige Furchung haben. Es treten zwei verticale Furchen auf, gefolgt von einer äquatorialen Furche. Die allgemeinen Gesetze, welche in Bezug auf die Schnelligkeit der Furchung und die Grösse der dadurch gebildeten Segmente aufgestellt wurden, finden ein gutes Beispiel bei dem Froschei.

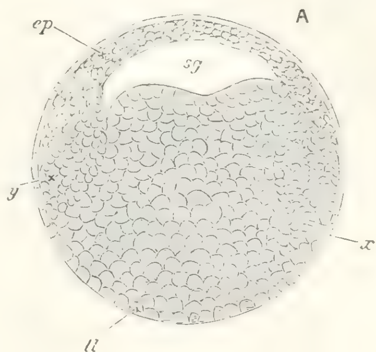


Fig. 41. Querschnitt durch das Froschei am Ende der Furchung. *sg.* Furchungshöhle. *ll.* grosse, Dotter enthaltende Zellen. *ep.* kleine Zellen am Bildungspol (Epiblast).

Die Mehrzahl der kleineren Segmente am segmentirten Ei des Frosches sind dazu bestimmt, sich zum Epiblast, und die grösseren Segmente, sich zum Hypoblast und Mesoblast umzubilden.

Mit wenigen Ausnahmen (Kaninchen, *Lymnaeus* u. s. w.) wird überhaupt die Mehrzahl der kleineren Segmente zum Epiblast und die grösseren Segmente zum Hypoblast.

Das Froschei dient somit als ein guter mittlerer Typus für inaequal segmentirte Eier. Jedoch gibt es zahlreiche Fälle, in welchen sich die Furchung der regulären viel inniger annähert, und andere wieder, in welchen dies weniger der Fall ist.

Ein bekanntes Beispiel, in welchem die reguläre Furchung nahezu erreicht wird, liefert uns das Ei des Kaninchens, welches man sogar gewöhnlich als Typus für reguläre Furchung bezeichnet hat.

Das Ei des Kaninchens [1]) theilt sich zuerst in zwei beinah gleiche Kugeln. Die grössere und durchsichtigere unter den beiden kann nach ihrem späteren Schicksal als die epiblastische, die andere als die hypoblastische Kugel bezeichnet werden. Die beiden Kugeln theilen sich in vier und sodann durch eine äquatoriale Furche in acht — vier epiblastische und vier hypoblastische Kugeln. Eine der letzteren nimmt eine centrale Lage an. Die vier epiblastischen Kugeln theilen sich nun vor den vier hypoblastischen. So kommt es zu einem Stadium mit zwölf Kugeln. Darauf folgt ein anderes mit sechzehn und später ein weiteres mit vierundzwanzig. Während des Stadiums mit sechzehn Kugeln und auch später umhüllen die epiblastischen

[1]) Van Beneden. „Développement embryonnaire des Mammifères.“ *Bull. de l'Acad. Belgique,* 1874.

Kugeln allmählich die hypoblastischen, welche nur an einem Punkte der Oberfläche sichtbar bleiben. Eine Furchungshöhle ist nicht vorhanden.

Bei *Pedicellina*, einem der entoprokten Bryozoen, findet man eine nahezu reguläre Furchung, wobei jedoch die beiden primären Kugeln sich ziemlich auf gleiche Weise unterscheiden lassen wie bei dem Kaninchen.

Ein sehr charakteristischer Typus der inaequalen Furchung ist derjenige, welchen die Mehrzahl der Gasteropoden und Pteropoden und wahrscheinlich auch einige Lamellibranchiaten darbieten. Man findet ihn auch bei einigen Turbellarien, bei *Bonellia*, einigen Anneliden u. s. w. In vielen Fällen stellt er ein gutes Beispiel des Typus dar, wo im Laufe der Furchung das Protoplasma am einen Pol des Eies oder seiner Segmente angesammelt wird, um sich als helle Kugel abzusondern.

Die ersten vier, durch zwei rechtwinklig zu einander stehende Furchen gebildeten Segmente sind gleich, aber von diesen knospen vier kleinere Segmente hervor, welche sich in aufeinanderfolgenden Stadien rasch theilen, wobei sie jedoch einen fortwährenden Zugang an Segmenten erhalten, welche aus den grösseren Kugeln hervorsprossen. Die vier grossen Kugeln bleiben fast bis zum Schlusse der Furchung sehr ansehnlich. Der Knospungsprocess, durch welchen die kleineren Kugeln sich von den grösseren absondern, besteht einfach darin, dass eine grössere Kugel eine Vorragung hervortreibt, welche sich sodann von derselben abschnürt.

Bei den extremen Formen dieser inaequalen Furchung finden wir am Ende der zweiten Theilung zwei grössere, mit Dottermaterial gefüllte und zwei kleinere helle Kugeln, und in den spätern Stadien pflegen, obgleich die grossen Kugeln fortfahren, kleinere hervorknospen zu lassen, doch nur die beiden kleinen eine regelmässige Furchung durchzumachen, um schliesslich die ersteren vollständig zu umhüllen. Ein solcher Fall ist von Lankester bei *Aplysia* beschrieben worden[1]).

Die Typen, welche ich soeben beschrieben habe, mögen dazu dienen, die inaequale Furchung zu erläutern. Das Kaninchenei steht am einen Ende der Reihe, dasjenige von *Aplysia* am andern. Das Froschei nimmt ungefähr die Mitte zwischen beiden ein.

Bedeutende Verschiedenheiten zeigen die Eier mit inaequaler Furchung hinsichtlich des Vorhandenseins einer Furchungshöhle. In manchen Fällen, wie z. B. beim Frosche, ist eine solche Höhlung schön entwickelt. In andern Fällen ist sie klein, z. B. bei den meisten Mollusken, während sie nicht selten vollkommen fehlt.

Bevor wir diesen wichtigen Furchungstypus verlassen, wird es gut sein, wenn wir mit etwas grösserer Ausführlichkeit noch einige typische sowohl als einige der eigenthümlichsten Formen besprechen, welche er darbietet.

Als Beispiel des gewöhnlichen Molluskentypus möge die normale

[1]) *Phil. Trans.* 1875.

Furchung der Heteropoden, welche von FOL genau beschrieben worden ist, ausgewählt werden [1]).

Das Ei theilt sich durch die gewöhnliche verticale Ebene in zwei und sodann in vier gleiche Segmente. Jedes Segment zeigt einen protoplasmatischen und einen Dotterpol. Der protoplasmatische Pol ist gegen die Polkörper hingewendet. Bei der dritten Furchung, welche längs einer äquatorialen Ebene verläuft, werden vier kleine protoplasmatische Zellen oder Segmente von den vier grossen Segmenten abgeschnitten, oder besser, sie knospen aus denselben hervor, so dass nun vier kleine Segmente in einer Ebene und vier grosse unterhalb dieser liegen. Bei der vierten Furchung sind die vier grossen Segmente allein thätig und geben vier kleinen und vier grossen Zellen den Ursprung, so dass im ganzen acht kleine und vier grosse Zellen gebildet sind. Die vier kleinen Zellen der dritten Generation theilen sich sodann, um im ganzen zwölf kleine und vier grosse Zellen darzustellen. Sodann theilen sich die kleinen Zellen der vierten Generation und bald darauf geben die vier grossen Zellen vier neuen Zellen den Ursprung, so dass nun zwanzig kleine und vier grosse Zellen vorhanden sind. Die kleinen Zellen bilden eine Art Mütze, welche den obern Pol der grossen Segmente umfasst. Es sei noch hervorgehoben, dass die Zellen vom dritten Stadium an in arithmetischer Progression zunehmen — ein charakteristischer Zug der typischen Furchung der Gasteropoden.

In den spätern Stadien hören die grossen Zellen auf, so wie bisher kleinere hervorzubringen. Eine derselben theilt sich zuerst in zwei ungleiche Hälften, von welchen die kleinere gegen den Mittelpunkt des Eies hineingedrängt wird. Die grössere Zelle theilt sich dann abermals in zwei und die so gebildeten Zellen nehmen den Mittelpunkt einer seichten Vertiefung ein. Die übrigen grösseren Zellen theilen sich auf ähnliche Weise und lassen kleinere Zellen entstehen, welche eine Grube auskleiden, die sich auf der einen Seite des Eies bildet. In der Zwischenzeit fahren die ursprünglichen kleineren Zellen fort, sich zu theilen, bis sie eine die grösseren umhüllende Schicht gebildet haben, welche jedoch die Oeffnung der Grube unbedeckt lässt, die von den späteren Producten der grösseren Zellen ausgekleidet wird.

Die Eier von *Anodon* und *Unio* dienen als treffliche Beispiele des Typus, in welchem das Ei vor dem Beginne der Furchung eine gleichförmige Structur besitzt, in welchem aber im Verlaufe der Furchung eine Sonderung in einen protoplasmatischen und einen ernährenden Abschnitt bemerkbar wird.

Bei *Anodon* [2]) ist das Ei anfänglich gleichmässig mit Körnchen durchsetzt, nach der Befruchtung aber treibt es auf der einen Seite eine Vorragung hervor, welche der Körnchen beinah ganz entbehrt (Fig. 42, *1*).

Was diese helle Vorragung und die ähnlichen Vorragungen, welche darauf folgen, betrifft, so ist ihr Protoplasma zuerst nicht ganz von Nahrungsdotter frei, sondern es erlangt diese Beschaffenheit erst, nachdem

[1]) FOL, *Archives de Zoologie Expérimentale,* Vol. IV. 1875.

[2]) FLEMMING, Entwicklung der Najaden. *Sitzungsber. d. Akad. Wiss. Wien,* Bd. 4. 1875.

es von dem den Dotter enthaltenden Theil des Eies sich gesondert hat. Wir müssen daher annehmen, dass die Bildung der hellen Segmente

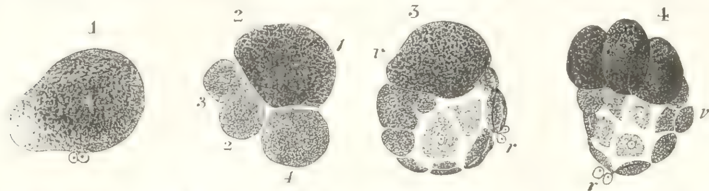


Fig. 42. Furchung von *Anodon piscinalis*. (Copie nach FLEMMING.) *r*. Polzellen. *v*. Dotterkugel. *1*. Beginn der Theilung in zwei Segmente, von denen das eine hauptsächlich aus Protoplasma, das andere aus Dotter besteht. *2*. Stadium mit vier Segmenten. *3*. Bildung der Blastosphaere und der Furchungshöhle. *4*. Schliessliche Furchung der Dotterkugel.

theilweise wenigstens darauf beruht, dass die Dotterkügelchen zur Bildung von Protoplasma aufgebraucht werden. Eine solche Entstehung von Protoplasma aus Dotterkügelchen ist als Vorkommniss auch bei andern Typen durch BOBRETZKY und FOL deutlich nachgewiesen worden.

Die Vorragung sondert sich bald als kleines, aus hellem Protoplasma bestehendes Segment vom grössern Theile des Eies ab. Sodann sprosst aus dem grösseren, mit Nahrungsdotter erfüllten Segment ein zweites kleines helles Segment hervor und gleichzeitig (Fig 42, *2*) theilt sich das ursprüngliche kleine Segment in zwei. Auf diese Weise sind vier Segmente entstanden, ein grosses und drei kleine, von denen nur das grosse wie zuvor mit Nahrungsdotter erfüllt ist. Die Fortdauer eines ähnlichen Knospungs- und Furchungsvorganges führt schliesslich zur Bildung einer ansehnlichen Zahl von kleinen und eines einzigen grossen Segments (Fig. 42, *3*). Zwischen diesem grossen und den kleinen Segmenten befindet sich eine Furchungshöhle.

Schliesslich theilt sich das grosse Dottersegment, welches bis dahin nur eine Reihe kleiner, des Dotters entbehrender Segmente durch Knospung abgegeben hatte, selbst in zwei gleiche Theile. Dieser Vorgang wiederholt sich dann nochmals (Fig. 42, *4*) und zuletzt ist eine Anzahl von mit Dotterkugeln erfüllten Segmenten gebildet worden, welche die Stelle des ursprünglichen grossen Dottersegmentes einnehmen. Zwischen diesen und den kleinen Segmenten liegt die Furchungshöhle.

Die Furchung des Eies von *Euaxes*[1]) gleicht derjenigen von *Unio* darin, dass auch hier helle Segmente aus den mit Dotter gefüllten hervorsprossen, allein sie bietet doch manche interessante Besonderheiten dar.

Eine sehr eigenthümliche Modification der gewöhnlichen Gasteropodenfurchung ist diejenige, welche BOBRETZKY von *Nassa mutabilis* beschrieben hat[2]).

Das Ei enthält eine grosse Menge Nahrungsdotter und das Protoplasma hat sich am Bildungspol angesammelt, neben welchem die Polkörperchen liegen. Eine äquatoriale und eine senkrechte Furche (Fig. 43 *A*), die erstere näher dem oberen Pole, treten nun gleichzeitig auf und zerlegen das Ei in drei Segmente, zwei kleinere mit einem

[1]) KOWALEVSKY, *Mem. Akad. Petersburg*, Serie VII. 1871.
[2]) *Archiv für mikr. Anat.*, Vol. XIII. 1877.

protoplasmatischen Pol an jedem und ein grosses, das ausschliesslich aus Dottermaterial besteht. Eines der beiden kleinen Segmente verschmilzt alsdann vollständig mit dem grossen Segment (Fig. 43 *B*), und erst

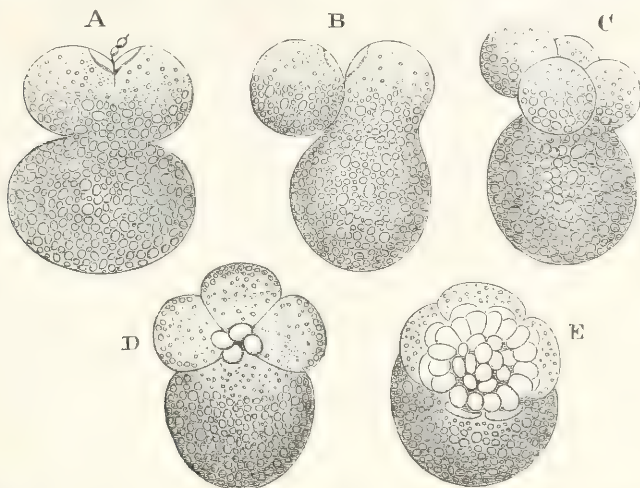


Fig. 43. Furchung von *Nassa mutabilis* (nach BOBRETZKY). *A.* Die obere Hälfte hat sich in zwei Segmente getheilt. *B.* Eines derselben ist mit dem grossen unteren Segmente verschmolzen. *C.* Vier kleine und ein grosses Segment: von den ersteren verschmilzt eines mit dem grossen Segmente. *D.* Jedes der vier Segmente hat ein kleines Segment abgegeben. *E.* Die kleinen Segmente haben sich bis auf sechsunddreissig vermehrt.

nachdem diese Verschmelzung sich vollzogen hat, findet eine dreifache Theilung des grossen Segmentes statt wie bei der ersten Furchung, während sich zugleich das einzige kleine Segment in zwei theilt. Auf diese Weise sind nun vier theilweise protoplasmatische Segmente und ein Dottersegment entstanden (Fig. 43 *C*). Dann verschmilzt eines der kleinen Segmente abermals mit dem grossen, so dass die Gesammtzahl wieder auf vier reducirt ist, drei kleine und ein grosses. Die protoplasmatischen Enden dieser Segmente kehren sich nun gegen einander und wo sie sich begegnen, da sprossen vier sehr kleine Zellen, eine aus jedem Segmente, hervor (Fig. 43 *D*). Zweimal nach einander knospen nochmals je vier kleine Zellen hervor, während die ersten kleinen Zellen passiv bleiben, so dass ihre Anzahl auf zwölf kleine und vier grosse steigt. In späteren Stadien lassen die vier erst gebildeten kleinen Zellen noch kleinere entstehen und dann geschieht dasselbe mit den nächst jüngeren. Auch die grossen Zellen fahren fort, kleine abzugeben, und schliesslich kommt durch fortwährende Theilung und abermaliges Hervorknospen kleiner Zellen aus grossen eine deckelförmige Gruppe kleiner Zellen zu stande, welche die vier grossen Zellen bedecken, die sich in der Zwischenzeit näher zusammengedrängt haben (Fig. 43 *E*). Zwischen diesem Deckel kleiner Zellen und den grossen Zellen tritt eine Furchungshöhle von nicht unansehnlichen Dimensionen auf.

Viele Eier, wie z. B. die der Myriapoden[1]), zeigen eine unregelmässige Furchung, allein dieselbe ist doch kaum in dem Sinne inaequal zu nennen, in welchem ich den Ausdruck hier gebraucht habe. Solche Fälle sollten wohl eher in die erste als in die zweite Kategorie gestellt werden.

Der Typus der inaequalen Furchung ist im ganzen innerhalb des Thierreiches am weitesten verbreitet. Es gibt kaum eine Gruppe, in welcher nicht Beispiele derselben vorkämen.

Sie findet sich bei Schwämmen, Hydrozoen, Actinozoen und Ctenophoren. Unter den letzteren stellt diese Furchung geradezu die typische Form dar. Anfänglich, in den beiden ersten Perioden, werden vier gleiche Segmente gebildet. In der dritten Periode trennt eine rings herum laufende Furche vier kleinere von vier grösseren Segmenten ab.

Dieser Typus ist auch unter den Würmern, sowohl den ungegliederten (Gephyreen, Turbellarien) als den gegliederten weit verbreitet und bildet die Regel für die Räderthierchen. Bei den Echinodermen dagegen scheint er sehr selten zu sein *(Echinaster Sarsii)*. Nicht selten beobachtet man ihn in den ersten Furchungsstadien der niederen Crustaceen.

Für die Mollusken (mit Ausnahme der Cephalopoden) ist er typisch. Unter den Ascidien kommt er bei verschiedenen Formen vor *(Salpa, Molgula)* und unter den Craniaten findet er sich durchweg bei den Cyclostomen, Amphibien und einigen Ganoiden, z. B. *Acipenser*.

Partielle Furchung. Der nächste Furchungstypus, den wir zu besprechen haben, ist schon längst unter dem Namen der partiellen Furchung bekannt. Es ist dies ein Typus, wo nur ein Theil des Eies, die sogenannte Keimscheibe, eine Furchung durchmacht, während alles Uebrige in der Regel ein Anhängsel am Embryo, den sog. Dottersack darstellt. Die zu den beiden schon berührten Gruppen gehörigen Eier werden häufig als holoblastische Eier zusammengestellt, um sie den Eiern der vorliegenden Gruppe gegenüberzusetzen, bei welchen die Furchung nur partiell vor sich geht und welche daher meroblastische Eier genannt werden. Für embryologische Zwecke erscheint dies in mancher Hinsicht als eine sehr passende Eintheilung, allein in Wirklichkeit werden die zu der gegenwärtigen Gruppe gehörigen Eier nirgends durch eine scharfe Grenze von denen der eben besprochenen Gruppen gesondert.

Die Entstehung und das Wesen der meroblastischen Eier wird am ehesten verständlich werden, wenn wir ein Ei mit inaequaler Furchung, z. B. das des Frosches, hernehmen und uns überlegen, was gemäss den bereits festgestellten Gesetzen eintreten muss, wenn wir annehmen, der Nahrungsdotter am Dotterpol habe ausserordentlich zugenommen. Was dann geschehen würde, lässt sich ganz gut an Fig. 44 erläutern, welche die Furchung des Hühnereies darstellt. Zuerst würde offenbar eine senkrechte Furche am Bildungs- oder am protoplasmatischen Pol des Eies auftreten (Fig. 44 *A*, *b*). Diese müsste allmählich rings um das Ei fortschreiten und dasselbe in zwei

[1]) METSCHNIKOFF, *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, 1874.

Hälften zu theilen beginnen. Bevor jedoch die Furche weit gelangt wäre, würde sie auf den Dottertheil des Eies stossen, wo sie nach dem oben dargelegten Gesetze nur sehr langsam vorschreiten könnte und, wenn die Masse des Nahrungsdotters verglichen mit derjenigen des Protoplasmas unbegrenzt erscheint, sogar vollständig stillstehen müsste. Bald würde sich dann eine zweite verticale Furche bilden, welche die erste unter rechtem Winkel kreuzte und gleich dieser nicht über den Rand der Keimscheibe hinausgelangen könnte (Fig. 44 *B*).

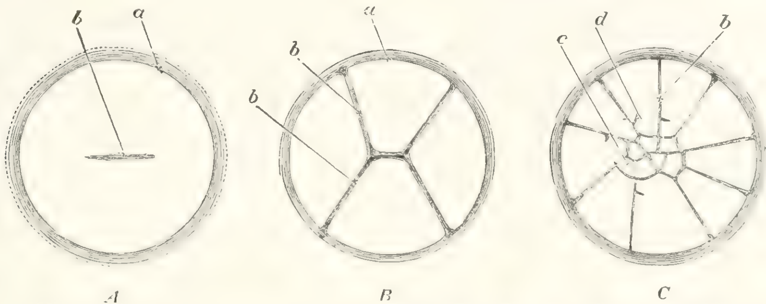


Fig. 44. Oberflächenansichten der ersten Furchungsstadien beim Hühnere (Nach COSTE.)
a. Rand der Keimscheibe. *b*. Verticale Furche. *c*. Kleines centrales Segment. *d*. Grösseres peripherisches Segment.

Die nächste Furche müsste eine äquatoriale Lage haben (thatsächlich tritt eine äquatoriale Furche beim Hühnerei nicht eher auf, als bis noch zwei andere verticale Furchen sich gebildet haben). Diese äquatoriale Furche würde aber, in Uebereinstimmung mit dem analogen Fall beim Frosch, nicht am eigentlichen Aequator, sondern ganz nahe am Bildungspol zum Vorschein kommen. Sie würde daher von jedem der bisher durch die verticalen Furchen gebildeten unvollkommenen Segmente nur einen kleinen centralen, d. h. polaren Theil als gesondertes Segment abschneiden (Fig. 44 *C*, *c*). Durch Fortsetzung dieses Furchungsprocesses mit demselben Wechsel verticaler und äquatorialer Furchen wie beim Frosch müsste sich natürlich ein Deckel oder eine Scheibe von kleinen Segmenten am protoplasmatischen Pol des Eies bilden, ausserhalb deren noch eine Anzahl tiefer radiärer Furchen zu sehen sein würde (Fig. 45), als Ausläufer der verticalen Furchen, deren Fortschreiten rings um das Ei herum in Folge des allzugrossen Betrages an Dotterkugeln am Dotterpol zum Stillstand gekommen ist.

Es ist aus dem Gesagten ersichtlich, dass eine ungeheure Anhäufung von Nahrungsdotter am Dotterpol nothwendigerweise eine partielle Furchung bedingt. Es ist ebenso einleuchtend, dass jener Theil der meroblastischen Eier, welcher keine Furchung erleidet, nicht eine neue, den übrigen Formen fehlende Zuthat darstellt. Derselbe ist vielmehr als ein Theil des Eies zu betrachten, in welchem die

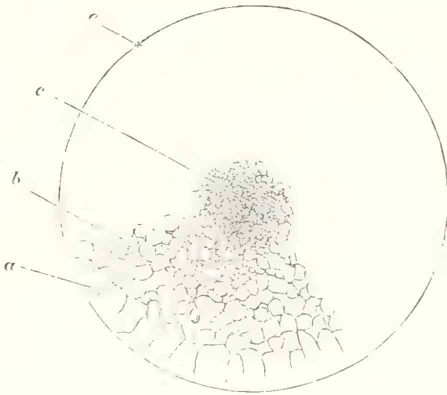


Fig. 45. Oberflächenansicht der Keimscheibe des Hühnereies während eines späteren Furchungsstadiums.
c. Kleine centrale Furchungskugeln. b. Grössere Segmente in der Umgebung der letzteren. a. Grosse, unvollkommen umschriebene Randsegmente. e. Rand der Keimscheibe.

Dotterkügelchen verglichen mit dem Protoplasma einen sehr grossen Umfang erreicht haben, manchmal sogar bis zum vollkommenen Ausschluss des Protoplasmas.

Ein gewöhnliches meroblastisches Ei besteht somit aus einer kleinen Scheibe am Bildungspol, welche als Keimscheibe bezeichnet wird und welche vorzugsweise aus Protoplasma zusammengesetzt ist, das verhältnissmässig nur wenig Nahrungsdotter enthält. Dieselbe geht allmählich in den Rest des Eies über, wird aber doch durch eine mehr oder weniger scharfe Linie davon abgegrenzt. Dieser Rest des Eies, welcher beinah stets den grösseren Theil des Ganzen ausmacht, besteht gewöhnlich aus zahlreichen Dotterkugeln, welche in eine sehr spärliche protoplasmatische Matrix eingebettet sind.

In einzelnen Fällen, z. B. bei den Eiern der Elasmobranchier [1]), ist das Protoplasma in Form eines zarten Netzwerkes angeordnet, in anderen und wohl in der Mehrzahl der Fälle ist allzuwenig Protoplasma vorhanden, als dass es zu erkennen wäre, oder es kann sogar vollständig fehlen. Bei manchen Knochenfischen, z. B. bei *Lota*, stellt der Dotter eine homogene, durchsichtige eiweissige Substanz dar, welche an dem der Keimscheibe gegenüberliegenden Pol eine grosse Kugel enthält. In diesem Falle grenzt sich die Keimscheibe scharf gegen den Dotter ab. Bei andern Knochenfischen ist die Trennung der beiden Theile nicht so entschieden durchgeführt [2]). Man findet dann in der nächsten Umgebung der Keimscheibe ein feinkörniges Material, welches noch einen erheblichen Antheil an Protoplasma enthält; dieses geht allmählich in eine Partie mit sehr wenig Protoplasma und zahlreichen Dotterkörnchen über, welche ihrerseits unmittelbar mit der homogenen eiweissigen Dottersubstanz zusammenhängt. Bei den Elasmobranchiern dagegen beobachten wir, dass unmittelbar unterhalb der Keimscheibe ein feinkörniger, an Protoplasma reicher Stoff folgt, welcher ohne Grenze in den normalen Dotter übergeht.

Das Ei der Elasmobranchier eignet sich wohl am besten als Typus für die Wirbelthiere. Dasselbe besteht hier aus einem kugeligen Dotter

[1]) Siehe SCHULTZE, *Arch. f. mikr. Anat.* Vol. XI, und F. M. BALFOUR, *Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes.*

[2]) Siehe KLEIN, *Quart. Journal of Micr. Science*, April 1876. BAMBEKE, *Mém. Cour. Acad. Belgique*, 1875. HIS, *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Vol. I.

ohne irgendwelche ihn umhüllende Membran. Auf demselben ist die Keimscheibe als ein kleiner gelber Fleck von ungefähr 1$\frac{1}{2}$ Millimeter Durchmesser zu erkennen. In der Keimscheibe tritt zuerst eine Furche auf, welche sie in zwei Hälften theilt und auf welche unter rechtem Winkel zu ihr eine zweite Furche folgt. Somit ist die Scheibe nach der Bildung der zweiten Furche in vier gleiche Stücke zerlegt. Bald kommen noch mehr Furchen dazu und schliesslich tritt auch eine kreisförmige Furche auf, welche der Aequatorialfurche am Froschei entspricht und eine Anzahl kleiner centraler Segmente von den grösseren peripherischen Segmenten abschneidet. In den folgenden Stadien theilen sich die kleinen Segmente anfänglich rascher als die grossen, aber schliesslich nehmen auch die grossen ein schnelleres Tempo an, so dass die Keimscheibe am Ende aus einer ganzen Anzahl von Segmenten von ziemlich gleicher Grösse besteht. So viel lässt sich an Oberflächenansichten des sich furchenden Eies beobachten und es verdient hervorgehoben zu werden, dass soweit kein erheblicher Unterschied zwischen der Furchung der Keimscheibe des Hühnereies und derjenigen der Elasmobranchier wahrzunehmen ist. In der That könnte eine Abbildung der ersteren (Fig. 44) auch ganz gut für die letztere gelten. Untersuchen wir aber diese Keimscheiben mit Hilfe von Querschnitten, so zeigen sich manche Verschiedenheiten zwischen den beiden Typen und einige interessante Züge in der Furchung der Elasmobranchier, welche wohl zu beachten sind. In den ersten Stadien sind die an der Oberfläche sichtbaren Furchen wirklich nur Furchen, welche nicht zusammentreffen, um gesonderte Segmente herauszuschneiden; sie stellen thatsächlich nur eine oberflächliche Zeichnung dar. Erst nach dem Auftreten der Aequatorialfurche beginnen sich die Segmente deutlich zu isoliren. In den folgenden Stadien nehmen nicht allein die bereits in der Keimscheibe vorhandenen Segmente durch Theilung an Zahl zu, sondern auch von dem anstossenden Dotter werden

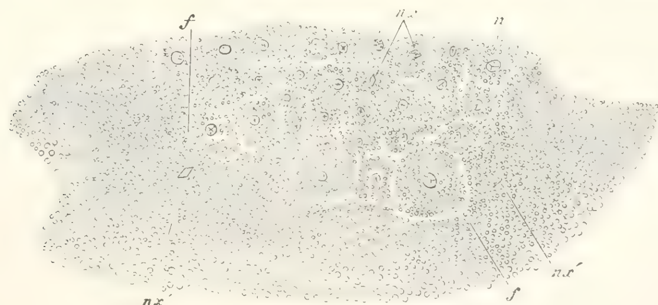


Fig. 46. Querschnitt durch die Keimscheibe eines *Pristiurus*embryos während der Furchung.

n. Kern; *nx.* Umgestaltete Kerne unmittelbar vor der Theilung; *nx'.* Umgestaltete Kerne des Dotters; *f.* Furchen, welche in dem an die Keimscheibe angrenzenden Dotter auftreten.

beständig neue Segmente gebildet und den ursprünglichen in der Keimscheibe hinzugefügt (Fig. 46). Dies ist eine der vielen Thatsachen,

welche beweisen, dass die Keimscheibe nur einen Theil des Eies darstellt, der sich durch das Vorhandensein einer grösseren Protoplasmamasse vor dem übrigen Ei auszeichnet, welches den sogenannten Nahrungsdotter bildet. Während der letzten Furchungsstadien tritt in dem das Blastoderm umgebenden Dotter eine Anzahl Kerne auf (Fig. 46, *nx'*). Diese stehen mit einem besonderen protoplasmatischen (bereits beschriebenen) Netzwerk in Zusammenhang, welches den ganzen Dotter durchdringt. Gegen das Ende der Furchung und während der ersten darauf folgenden Entwicklungsperioden werden diese Kerne sehr zahlreich (Fig. 47 *A*, *n'*). Um viele derselben sammelt sich eine protoplasmatische Umhüllung an und so entstehen Zellen, welche schliesslich in das Blastoderm eintreten.

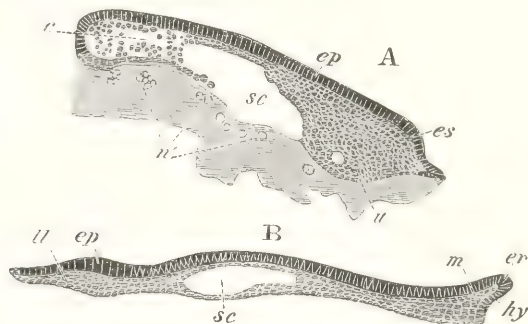


Fig. 47. Zwei Langsschnitte durch das Blastoderm eines *Pristiurus*embryos aus den der Bildung der Medullarfurche vorhergehenden Stadien.
ep. Epiblast. *ll*. Zellen der unteren Schicht. *m*. Mesoblast. *hy*. Hypoblast. *sc*. Furchungshöhle. *es*. Anschwellung des Embryos. *n'*. Dotterkerne. *er*. Rand des Embryos.

Das Endresultat der Furchung ist die Bildung einer linsenförmigen Zellmasse, welche in einer Vertiefung des Dotters liegt. In dieser erscheint eine Höhlung, das Homologon der bereits erwähnten Furchungshöhle. Anfänglich liegt sie inmitten der Zellen des Blastoderms, allein sehr bald verschwindet ihr zelliger Boden und sie liegt nun zwischen Dotter und Blastoderm (Fig. 47 *A*). Ihre späteren Schicksale sollen in einem der folgenden Capitel besprochen werden.

Bei den Knochenfischen verläuft die Furchung nahezu auf dieselbe Weise wie bei den Elasmobranchiern. In manchen Fällen ist die Keimscheibe klein im Vergleich zum Dotter, in andern ist sie fast ebenso gross. Die einzigen Punkte, welche besonderer Erwähnung bedürfen, sind folgende: 1) In der die Keimscheibe umgebenden Protoplasmamasse treten Kerne auf, ganz ähnlich denen im Dotter der Elasmobranchiereier. 2) Nach Ablage der Eier findet man bei einigen Formen ein protoplasmatisches Netzwerk, das sich von der Keimscheibe aus durch den ganzen Dotter hindurch ausbreitet [1]). Bei der Befruchtung zieht sich dieses aus dem Dotter zurück. Es ist mit dem protoplasmatischen Netzwerk im Ei der Elasmobranchier zu vergleichen.

[1]) Siehe Bambeke, *loc. cit.*

Es lassen sich zwei Typen meroblastischer Eier unterscheiden. Bei dem einen derselben (Vögel, Elasmobranchier) bildet sich die Keimscheibe schon im Eierstocksei. Bei dem andern Typus entsteht die Keimscheibe erst nach der Befruchtung durch Concentration des Protoplasmas an dem einen Pol. Dieser Concentration ist die Erscheinung analog, die wir bereits für das Ei von *Anodon* und andern Mollusken beschrieben haben (S. 96).

Die Eier zahlreicher Teleostier stehen zwischen diesen beiden Typen mitten inne.

Das Ei der Kellerassel, *Oniscus murarius*[1]), mag als Beispiel des zweiten Typus meroblastischer Eier gelten. Bei diesem Ei beginnt die Entwicklung mit dem Auftreten einer kleinen hellen Masse mit zahlreichen durchsichtigen Bläschen. Diese Masse ist das Protoplasma, das sich vom Dotter gesondert hat. Es erleidet eine vollkommen regelmässige Furchung. Beispiele von andern Fällen dieser Art haben VAN BENEDEN und BESSELS[2]) bei *Anchorella* und VAN BENEDEN[3]) bei *Hessia* beschrieben. Es scheint aus ihren Untersuchungen hervorzugehen, dass sich das Protoplasma vor allem im Innern des Eies ansammelt und dann erst nach der Oberfläche wandert. Hier langt es an, nachdem es sich bereits in zwei oder mehr Segmente getheilt hat, welche sich dann auf die gewöhnliche Weise rasch weiter theilen, um das Blastoderm zu bilden.

Es sprechen verschiedene Gründe dafür, dass die bei den Arthropoden beobachteten Fälle partieller Furchung in Wirklichkeit nicht ganz mit denen bei andern Gruppen vergleichbar sind, sondern wahrscheinlicher zum nächsten Furchungstypus gehören. Die Gründe für diese Ansicht sollen im Zusammenhang mit dem nächsten Typus besprochen werden.

Bei den meisten, wenn nicht bei allen meroblastischen Eiern tritt während und nach der Furchung eine Anzahl von Kernen in dem an das Blastoderm angrenzenden Dotter auf, um welche herum sich Zellen differenziren (Fig. 46 und 47). Diese Zellen schliessen sich dem Theil des Blastoderms an, welcher durch die normale Furchung der Keimscheibe gebildet wurde. Solche Kerne finden sich bei den meroblastischen Eiern sämmtlicher Craniaten[4]). Bei den Cephalopoden beobachtete sie LANKESTER und bei *Oniscus* BOBRETZKY. Einige Forscher hatten angenommen, sie stammten von den Kernen des Blastoderms ab, und Andere, sie entstünden spontan im Dotter.

Einige der frühesten Beobachtungen über diese Kerne wurden von LANKESTER[5]) bei den Cephalopoden angestellt. Er fand, dass sie zuerst in ungefähr ringförmiger Anordnung am Rande des Blastoderms auftreten

[1]) Siehe BOBRETZKY, *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXIV, 1874.

[2]) *Loc. cit.*

[3]) *Bulletins de l'Acad. Belgique*, Tom. XXIX, 1870.

[4]) Wenn sie auch im Hühnerei weniger augenfällig sind als bei manchen andern Typen, so lassen sie sich doch auch dort ohne grosse Schwierigkeit nachweisen.

[5]) *Quart. Jour. of Micr. Science*, Vol. XV, pp. 39, 40.

und sich sodann in einer etwas unter der Oberfläche gelegenen Schicht über den ganzen Dotter ausbreiten. Er beobachtete ihre Entwicklung im lebenden Ei und fand, dass sie als winzige Punkte zum Vorschein kommen, die allmählich gleich andern frei gebildeten Kernen an Grösse zunehmen. Später erst bildet sich eine Zellmasse um sie herum.

E. van Beneden [1] beobachtete in einem Teleostierei, dass sie beinah gleichzeitig in erheblicher Anzahl in der unter dem Blastoderm gelegenen körnigen Masse auftraten. Er schliesst aus dem gleichzeitigen Entstehen dieser Körper auf ihre autogene Bildung. Schon früher war Kupffer zu einem ähnlichen Resultat gelangt. Meine eigenen Beobachtungen über diese Kerne bei den Elasmobranchiern unterstützen im ganzen die Folgerungen, welche man aus den Ergebnissen Lankester's, Kupffer's und van Beneden's ziehen musste. Wie schon oben erwähnt treten die Kerne bei den Elasmobranchiern nicht gleichzeitig auf, sondern nehmen an Zahl zu, je weiter die Entwicklung fortschreitet, und es mag wohl sein, dass sich van Beneden in diesem Punkt getäuscht hat. Ich fand nirgends eine Andeutung davon, dass die Kerne von den bereits im Blastoderm vorhandenen abstammten. Meine Beobachtungen beweisen jedoch, dass sie sich durch Theilung vermehren. Dies geht schon aus der Thatsache hervor, dass ich sie in der Spindelgestalt (Fig. 46, *nx'*) antraf und dass sie in den meisten Fällen gewöhnlich das Aussehen einer Anzahl zusammengehäufter Bläschen darboten [2], was ein Zeichen der Kerne ist, die sich eben erst getheilt haben. Es darf jedoch nicht unerwähnt bleiben, dass es mir an den Kernen der späteren Stadien nicht gelang, eine Spindelgestalt aufzufinden. Diesen Beobachtungen müssen diejenigen von Bobretzky gegenübergestellt werden, nach welchen die Kerne bei *Oniscus* in der That die Kerne von Zellen sein sollen, die aus dem Blastoderm ausgewandert seien. Jedoch scheinen Bobretzky's Resultate nicht ganz unanfechtbar zu sein.

Es muss zugestanden werden, dass die vorliegenden Zeugnisse im allgemeinen darauf hinweisen, dass die Kerne des Dotters bei meroblastischen Eiern spontan entstehen. Die Annahme dieses Schlusses begegnet aber einer bedeutenden Schwierigkeit in der Thatsache, dass alle übrigen Kerne des Embryos Abkömmlinge des ersten Furchungskernes sind, und aus diesem Grunde erscheint es mir immer noch möglich, dass die Kerne des Dotters sich als Producte der fortgesetzten Theilung eines einzigen ursprünglichen Kernes herausstellen werden, der selbst vom ersten Furchungskern abzuleiten ist.

Das Vorkommen dieser Kerne im Dotter und die Bildung eines besonderen Zellkörpers um sie herum gibt ein gewichtiges Zeugniss zu Gunsten der oben verfochtenen Ansicht ab (welche keineswegs allgemein angenommen ist), dass jener Theil der meroblastischen Eier, welcher keine Furchung erleidet, gleicher Natur ist wie der,

[1]) *Quart. Journ. of Micr. Science.* Vol. XVIII, p. 41.

[2]) Zu der Zeit, als meine Beobachtungen über die Elasmobranchier angestellt wurden, war dieser eigenthümliche Zustand des Kernes noch nicht bekannt.

welcher sich furcht, und dass er sich nur durch verhältnissmässigen Mangel an activem Protoplasma davon unterscheidet.

Die folgenden Formen haben meroblastische Eier des ersten Typus: die Cephalopoden, *Pyrosoma*, die Elasmobranchier, Teleostier, Reptilien, Vögel und Ornithodelphen (?). Der zweite Typus der meroblastischen Furchung kommt bei vielen Crustaceen vor (parasitische Copepoden, Isopoden, *Mysis* etc.). Er ist auch bei *Scorpio* nachgewiesen worden.

Die Eier der meisten Gruppen im Thierreich furchen sich nach einem der Typen, welche eben beschrieben worden sind. Diese Typen sind aber nirgends scharf von einander getrennt, sondern stellen eine ununterbrochene Reihe dar, welche mit dem Ei beginnt, das sich gleichmässig furcht, und mit dem meroblastischen Ei endigt.

Es erscheint passend, die gleichmässig sich furchenden Eier durch einen bestimmten Ausdruck zu bezeichnen, und ich möchte hiefür den Namen alecithal vorschlagen[1]), welcher darauf hinweisen soll, dass sie des Nahrungsdotters entbehren oder dass die geringe vorhandene Menge desselben gleichförmig vertheilt ist.

Die Eier, in welchen der Dotter vorzugsweise an dem einen Pol concentrirt ist, schlage ich vor, telolecithale Eier zu nennen. Sie bilden eine Gruppe mit inaequaler oder partieller Furchung.

Die telolecithalen Eier lassen sich folgendermaassen definiren: Eier, bei welchen der Nahrungsdotter nicht gleichförmig vertheilt, sondern an dem einen Pol des Eies concentrirt ist. Zeigt sich nur eine mässige Quantität Nahrungsdotter, so furcht sich der Pol, an welchem derselbe angehäuft ist, nur etwas langsamer als der entgegengesetzte Pol; ist aber eine sehr grosse Menge Nahrungsdotter vorhanden, so erscheint der Abschnitt des Eies, in welchem letzterer sich angesammelt hat, unfähig zur Furchung und er stellt dann einen besondern Anhang, den sogenannten Dottersack dar.

Es gibt aber noch eine dritte Gruppe von Eiern, die eine Reihe von Furchungstypen umfasst, welche denen der telolecithalen Gruppe nahezu parallel laufen. Diese Gruppe nimmt ihren Ausgang ebenso gut wie die telolecithalen Eier vom alecithalen Ei und schliesst ebenso wie diese eine Reihe von Furchungsvarietäten ein, welche den regulären und inaequalen Furchungstypen genau entsprechen, die unmittelbar vom Vorhandensein einer grösseren oder kleineren Menge von Nahrungsdotter abzuleiten sind. Der Nahrungsdotter ist aber dabei nicht an dem einen Pol, sondern im Mittelpunkt des Eies angehäuft. Für diese Gruppe von Eiern schlage ich die Bezeichnung centrolecithale Eier vor. Sie ist ganz besonders für die Arthropoden charakteristisch, wenn sie sich nicht vielleicht sogar ganz auf diese Abtheilung beschränkt.

Centrolecithale Eier. — Wie sich nach Analogie der bereits beschriebenen Furchungstypen von vornherein annehmen liess, findet

[1]) Diesen sowie die folgenden Ausdrücke telolecithal und centrolecithal verdanke ich Herrn LANKESTER.

die Concentration des Nahrungsdotters im Mittelpunkt des Eies nicht immer vor der Furchung statt, sondern wird manchmal sogar bis auf die späteren Stadien dieses Processes verschoben.

Beispiele von regulärer Furchung bei centrolecithalen Eiern liefern uns *Palaemon* (BOBRETZKY) und *Penaeus* (HAECKEL). Ein Typus von inaequaler Furchung wie beim Frosch kommt bei *Gammarus locusta* (VAN BENEDEN und BESSELS) vor, wo jedoch die Bildung einer centralen Dottermasse erst in einer ziemlich späten Periode der Furchung vor sich zu gehen scheint. Mehr unregelmässige Beispiele von inaequaler Furchung findet man gleichfalls bei andern Crustaceen, z. B. bei verschiedenen Gliedern der Gattung *Chondracanthus* (VAN BENEDEN und BESSELS) und bei Myriapoden. In allen diesen Fällen endigt die Furchung mit der Bildung einer Schicht von Zellen, welche eine centrale Masse von Nahrungsdotter einschliesst.

Die Eigenthümlichkeit der centrolecithalen Eier mit regulärer oder mit inaequaler Furchung besteht darin, dass (in Folge der Anhäufung des Dotters im Innern) die Furchen, welche an der Oberfläche auftreten, sich nicht bis in den Mittelpunkt des Eies fortsetzen. Die Kugeln, welche an der Oberfläche ganz scharf gesondert erscheinen, sind somit in Wirklichkeit inwendig mit einander verbunden. Fig. 48, eine Copie nach HAECKEL, stellt dies in etwas schematischer Weise dar.

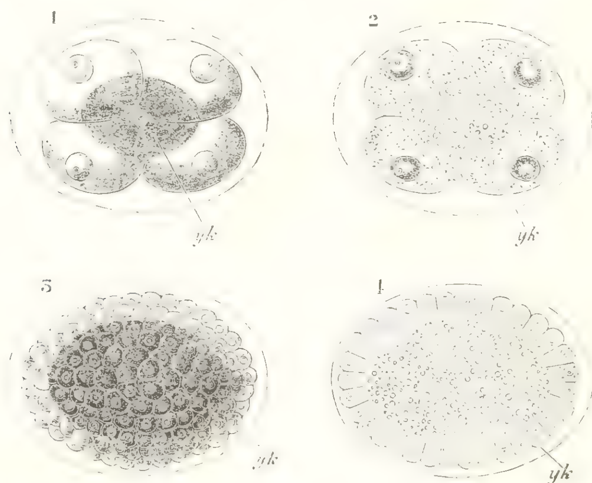


Fig. 48. Furchung eines Crustaceeneies (*Penaeus*). (Nach HAECKEL.) — Die Querschnitte veranschaulichen den Furchungstypus, bei welchem der Dotter im Centrum des Eies angehäuft ist.

yk Centrale Dottermasse.

1 und 2. Oberflächenansicht und Querschnitt durch das Stadium mit vier Segmenten. Bei 2 zeigt sich, dass die an der Oberfläche sichtbaren Furchen nicht bis ins Centrum des Eies vordringen.

3 und 4. Oberflächenansicht und Querschnitt durch das Ei nahe dem Ende der Furchung. Die centrale Dottermasse ist in 4 sehr deutlich zu sehen.

Viele Eier, welche in den spätern Stadien die charakteristischen Züge wahrer centrolecithaler Eier darbieten, durchlaufen in ihren

früheren Stadien thatsächlich nahezu dieselben Phasen wie holoblastische Eier. So theilt sich bei *Eupagurus Prideauxii* [1]) (Fig. 49), und wahrscheinlich bei der grossen Mehrzahl der Decapoden, das Ei in zwei, vier und acht gesonderte Segmente und erst nach der vierten Furchungsstufe kommt es dahin, dass die Kugeln im Mittelpunkt des Eies verschmelzen. Solche Eier gehören einem Typus an, welcher in Wirklichkeit eine Mittelstellung zwischen dem gewöhnlichen Furchungstypus und demjenigen mit einer centralen Dottermasse einnimmt. *Eupagurus* weist noch eine andere merkwürdige Eigenthümlichkeit auf, dass nämlich der Kern sich in zwei, vier und acht Kerne theilt, deren jeder von einer zarten, zu einem Netzwerk sich verlängernden Protoplasmaschicht umhüllt wird, bevor das Ei selbst sich zu theilen anfängt. Vor der Furchung befindet sich das Ei daher im Zustand eines Syncytiums.

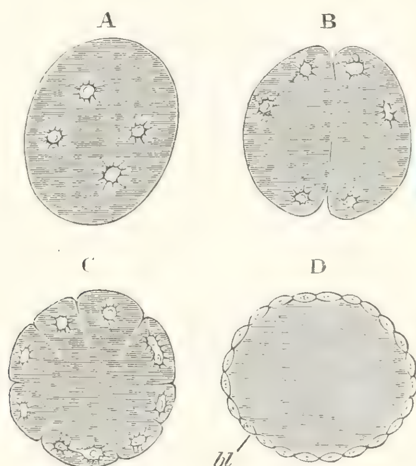


Fig. 49. Querschnitt durch vier Furchungsstadien von *Eupagurus Prideauxii*. (Nach P. MAYER.)

Die Furchung von *Asellus aquaticus* [2]) ist derjenigen von *Eupagurus* etc. sehr ähnlich, allein das Ei theilt sich gleich von Anfang an in eben so viele Segmente (nämlich acht), als Kerne vorhanden sind.

Bei *Gammarus locusta* ist die Aehnlichkeit mit der gewöhnlichen inaequalen Furchung sehr überraschend; erst nachdem sich eine ansehnliche Zahl von Segmenten gebildet hat, kommt eine centrale Dottermasse zum Vorschein.

In allen den erwähnten Typen sammelt sich das Protoplasma, je weiter die Furchung fortschreitet, um so mehr an der Oberfläche an,

[1]) MAYER, *Jenaische Zeitschr.*, Vol. XI.

[2]) ED. VAN BENEDEN, *Bull. de l'Acad. roy. Belgique*, 2me série, Tom. XXVIII, No. 7, 1869, p. 54.

bis schliesslich eine oberflächliche Schicht von abgeplatteten Blastodermzellen vollkommen von dem darunter liegenden Dotter abgegrenzt ist (Fig. 49 *D*).

In solchen Fällen wie von *Penaeus*, *Eupagurus* etc. ist der Dotter im Innern anfänglich beinah homogen; in einer spätern Periode aber zerfällt er gewöhnlich theilweise oder vollständig in eine Anzahl getrennter Kugeln, welche Kerne besitzen und daher den Werth von Zellen haben können. In vielen andern Fällen jedoch haben sich in diesen Dotterkugeln keine Kerne nachweisen lassen, obgleich sie wahrscheinlich vorhanden waren; immerhin muss man also so lange, als bis sie auch hier beobachtet worden sind, noch einen Zweifel hinsichtlich der Natur dieser Dotterkugeln hegen. Es ist wahrscheinlich, dass nicht alle Kerne, welche aus der Theilung des ersten Furchungskernes hervorgehen, an der Bildung des oberflächlichen Blastoderms theilnehmen, sondern dass einige im Innern des Eies liegen bleiben, um die Kerne der Dotterkugeln zu bilden.

Bei den Myriapoden (*Chilognatha*) ist von METSCHNIKOFF eine eigenthümliche Form der Furchung beobachtet worden [1]. Das Ei beginnt damit, eine vollkommen normale, wenn auch etwas unregelmässige totale Furchung durchzumachen. Allein nachdem der Theilungsprocess einen gewissen Punkt erreicht hat, kommen zerstreute Massen sehr kleiner Zellen auf den grossen Kugeln zum Vorschein. Diese kleinen Zellen

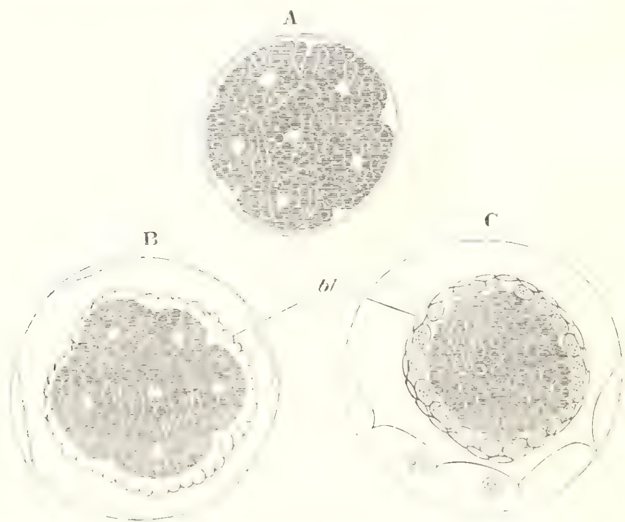


Fig. 50. Furchung und Blastodermbildung bei *Chelifer*. (Nach METSCHNIKOFF.)
In *A* ist das Ei in eine Anzahl gesonderter Segmente zerfallen. In *B* ist eine Menge kleiner Zellen zum Vorschein gekommen (*bl*), welche ein die grossen Dotterkugeln umhüllendes Blastoderm bilden. In *C* hat sich das Blastoderm in zwei Schichten gesondert.

[1]) *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Vol. XXIV, 1874.

sind wahrscheinlich auf analoge Weise entstanden wie die, welche die Bildung der oberflächlichen Zellen des Blastoderms bei den bereits beschriebenen Typen von centrolecithalen Eiern charakterisirte. Dieselben nehmen rasch an Zahl zu und stellen schliesslich ein zusammenhängendes Blastoderm dar, während die ursprünglichen grossen Segmente als Dottermasse im Innern verbleiben. Bei dem interessanten Arachniden *Chelifer* geht die Furchung nahezu auf dieselbe Weise wie bei den Myriapoden vor sich (Fig. 50).

Es ist klar, dass es bei centrolecithalen Eiern nicht möglich ist, einen Furchungstypus zu finden, der genau mit einem solchen von meroblastischen Eiern vergleichbar wäre. Immerhin gibt es einige Typen, welche in der vorliegenden Gruppe die Stelle der meroblastischen Eier einnehmen, insofern als sie durch das Vorhandensein einer grossen Masse von Nahrungsdotter charakterisirt sind, welcher sich entweder gar nicht oder erst auf einer sehr späten Entwicklungsstufe theilt. Der wesentliche Charakter dieses Furchungstypus beruht auf der Theilung des Keimbläschens im Innern oder an der Oberfläche des Eies in zwei, vier etc. Kerne (Fig. 51). Jeder dieser Kerne wird von einer ganz besonders concentrirten Schicht von Protoplasma umgeben (Fig. 51), die mit einem allgemeinen protoplasmatischen Netzwerk zusammenhängt, welches das Ei durchzieht (in Fig. 51 nicht dargestellt). Der Dotter ist auf die bereits für andere Eier beschriebene Weise in den Maschen dieses Netzwerkes enthalten.

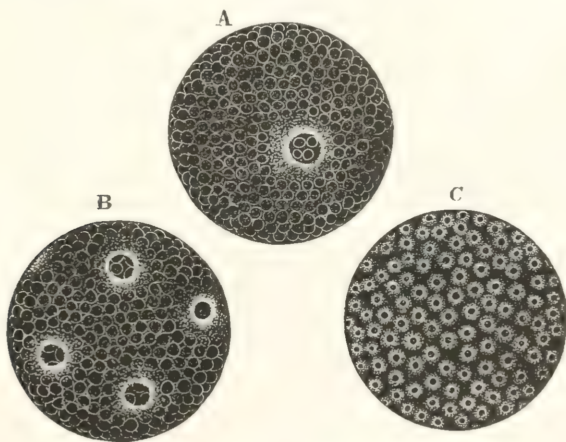


Fig. 51. Vier aufeinanderfolgende Stadien in der Furchung des Eies von *Tetranychus telarius*. (Nach CLAPARÈDE.)

Das Ei stellt nun, gleich demjenigen von *Eupagurus* vor der Furchung, ein Syncytium dar. Schliesslich beginnen die Kerne, nachdem sie durch Theilung sich vermehrt haben und sehr zahlreich ge-

worden sind, nach der Oberfläche des Eies zu wandern, soweit sie nicht schon vorher dort lagen. Dann werden sie entweder gleichzeitig oder nach einander nebst dem sie umgebenden Protoplasma vom Dotter abgeschnitten, so dass sie nun ein peripherisches Blastoderm darstellen, das eine centrale Dottermasse einschliesst. In der letzteren bleiben jedoch gewöhnlich viele Kerne zurück und sehr häufig erleidet dieselbe auch eine secundäre Theilung in eine Anzahl von Dotterkugeln.

Die Eier der Insecten bieten zahlreiche Beispiele dieser Furchungsart dar, wofür wir das Ei von *Porthesia* [1]) als Typus herausgreifen können. Nach der Befruchtung besteht dasselbe aus einer centralen Dottermasse, welche ohne scharfe Grenze in eine peripherische Schicht von etwas durchsichtigerem (protoplasmatischem) Material übergeht. Auf der jüngsten von Bobretzky beobachteten Entwicklungsstufe fanden sich zwei Körper im Innern des Eies, deren jeder aus einem Kern und einer diesen umhüllenden dünnen protoplasmatischen Schicht mit sternförmigen Verlängerungen bestand. Dieses Stadium entspricht der Theilung in zwei Kugeln, allein obgleich der Kern sich getheilt hat, so wird das Ei selbst doch durch den überwiegenden Einfluss des Dotters verhindert, sich zu gleicher Zeit zu segmentiren. In Folge fortgesetzter Theilung der Kerne verbreitet sich durch das ganze Innere des Eies hindurch eine Reihe von Körpern, die alle aus einem Kern und einer dünnen Protoplasmaschicht mit netzförmigen Fortsätzen bestehen. Nach Ablauf eines gewissen Stadiums rücken einige dieser Körper gegen die Oberfläche, entweder gleichzeitig *(Porthesia)* oder in manchen Fällen nach einander. An der Oberfläche schnürt sich dann das Protoplasma rings um jeden Kern zu einem rundlichen Zellkörper ab, welcher sich deutlich vom angrenzenden Dotter abhebt.

Die so gebildeten Zellen stellen nun ein oberflächliches, aus einer einzigen Zellschicht bestehendes Blastoderm dar. Von den kernhaltigen Körpern bleiben aber viele im Dotter zurück und nach einer gewissen Zeit, welche je nach den verschiedenen Formen wechselt, theilt sich der Dotter in eine Anzahl runder oder vieleckiger Körper, deren jeder in seinem Innern einen der oben erwähnten Kerne mit seinem Protoplasma enthält. Dieser Vorgang, der unter dem Namen der secundären Dotterfurchung beschrieben worden ist, bildet in Wirklichkeit nur einen Theil der eigentlichen Furchung und die Körper, welche dabei entstehen, sind wahre Zellen.

Andere Beispiele dieses Typus seien noch kurz angeführt. Bei *Aphis* [2]) zeigte Metschnikoff, dass sich der erste Furchungskern in zwei theilt, welche ihre Lage in der helleren peripherischen Protoplasmaschicht des Eies nehmen (Fig. 52, 1 u. 2). Nachdem weitere Theilungen

[1]) Bobretzky, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXI, 1878.

[2]) Metschnikoff, „Embryol. Stud. an Insecten.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XVI, 1866. Meine eigenen Beobachtungen an dieser Form stimmen im wesentlichen mit denen von Metschnikoff überein.

der Kerne erfolgt sind, ordnen sich diese, in eine zusammenhängende Protoplasmaschicht eingehüllt, in regelmässiger Weise an und bilden ein Syncytium, das in einzelne Zellen zerfällt (Fig. 52, 3 u. 4). Das Vorhandensein einer besonderen hellen oberflächlichen Protoplasmaschicht ist übrigens von Brandt in Zweifel gezogen worden.

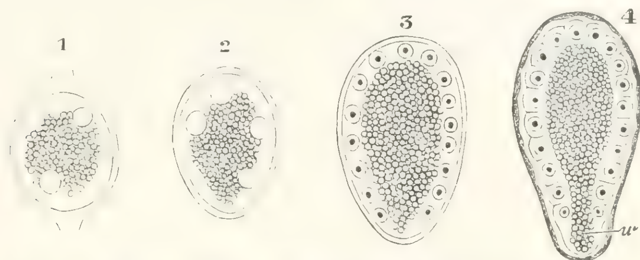


Fig. 52. Furchung von *Aphis rosae*. (Copie nach Metschnikoff.)
In allen Stadien erkennt man eine centrale Dottermasse, welche von einer Protoplasmaschicht umschlossen wird.
In diesem Protoplasma sind bei 1 zwei, bei 2 vier Kerne aufgetreten. Bei 3 haben sich die Kerne regelmässig angeordnet und bei 4 ist das Protoplasma in eine Anzahl säulenförmiger Zellen zerfallen, welche den Kernen entsprechen.
w. Pol des Blastoderms, welcher an der Bildung des Embryos keinen Antheil nimmt.

Bei *Tetranychus telarius*, einer Milbe, fand Claparède an der Oberfläche des Eies einen von körnigem Protoplasma umgebenen Kern (Fig. 51), welcher ohne Zweifel den ersten Furchungskern darstellt. Durch eine Reihe von Theilungen, die aber alle auf die Oberfläche beschränkt bleiben, kommt eine Zellschicht rings um eine centrale Dottermasse zu stande. Das Ergebniss ist hier dasselbe wie bei den Insecten, aber der Kern mit seinem körnigen Protoplasma liegt von Anfang an oberflächlich. In andern Fällen, z. B. bei der gemeinen Stubenfliege[1]), ist das Auftreten einer den Dotter einhüllenden Protoplasmaschicht nachgewiesen worden, und in dieser entstehen dann gleichzeitig (?) in regelmässigen Abständen eine Anzahl Kerne, worauf sich das Protoplasma um jeden derselben herum abgrenzt, um eine besondere Zelle zu bilden. Nahe verwandt ist die von Kowalevsky bei *Apis* beobachtete Form. Hier beginnt die Entwicklung mit dem Auftreten einer Anzahl protoplasmatischer Vorragungen, deren jede eine mit Kern versehene Zelle darstellt, indem die Kerne ohne Zweifel schon vorher durch Theilung im Innern des Eies entstanden sind. Sie kommen am Rande des Dotters zum Vorschein und werden durch kleine Zwischenräume von einander getrennt. Bald nach ihrem Auftreten erscheint ein zweiter Haufen von ähnlichen Körpern, welche die Lücken zwischen den erst gebildeten Vorragungen ausfüllen. Bei dem *Gammarus fluviatilis* des süssen Wassers soll sich das Protoplasma vor allem im Mittelpunkte des Eies ansammeln, wo sich ohne Zweifel der Furchungskern theilt. Darauf kommen an zahlreichen Punkten der Oberfläche Zellen zum Vorschein, die sodann in Folge wiederholter Theilung ein gleichmässiges, die centrale Dottermasse um-

[1]) Siehe Weismann, *Entwicklung d. Dipteren*; und Auerbach, *Organologische Studien*.

hüllendes Blastoderm darstellen. Diese Art der Bildung des Blastoderms ist zunächst mit der von KOWALEVSKY bei *Apis* beobachteten verwandt.

Zwischen Eiern mit einer Furchung wie bei den Insecten und solchen mit der Furchung von *Penaeus* gibt es mehr als eine Uebergangsform. Der *Eupagurus*typus mit seiner Theilung des ersten Kernes in acht, bevor sich das Ei zu theilen anfängt, muss als eine solche betrachtet werden, allein das lehrreichste Beispiel eines derartigen Uebergangstypus der Furchung bieten die Spinnen dar[1].

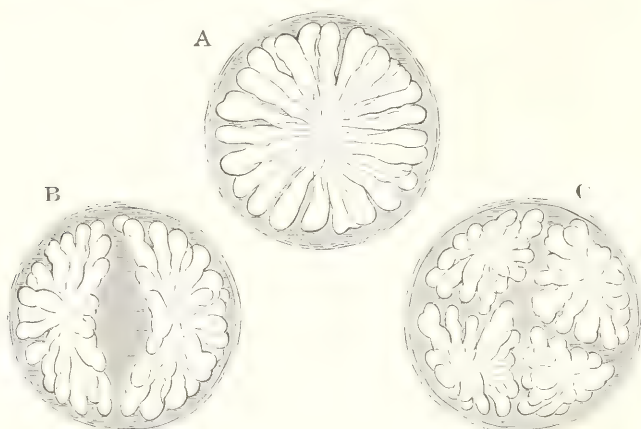


Fig. 53. Drei Stadien in der Furchung von *Philodromus limbatus* (nach HUB. LUDWIG).

Die erste Erscheinung, die sich nach der Befruchtung beobachten lässt, ist die Gruppirung der Dotterkugeln zu cylindrischen Säulen, welche schliesslich die Gestalt von vom Centrum des Eies ausgehenden Strahlen annehmen. Im Mittelpunkte der Strahlenfigur befindet sich eine Protoplasmamasse, welche wahrscheinlich einen Kern enthält und Protoplasmafäden zwischen den Säulen nach aussen entsendet (Fig. 53 *A*). Nach einer kurzen Ruheperiode theilt sich die Strahlenfigur in zwei rosettenförmige Massen, welche noch eine Zeitlang durch einen Protoplasmafaden mit einander verbunden bleiben, der jedoch schliesslich abreisst (Fig. 53 *B*). Bei diesem Process zerfällt aber nicht etwa das ganze Ei in zwei Segmente, sondern blos die Strahlenfigur, welche von einer feinkörnigen Materie umschlossen wird. Sodann theilen sich die beiden Rosetten gleichzeitig, so dass vier Rosetten entstehen (Fig. 53 *C*), und indem sich der ganze Vorgang mit demselben Rhythmus wie bei der regulären Furchung wiederholt, werden endlich im ganzen zweiunddreissig Rosetten gebildet (Fig. 54 *A*). Dabei sind aber die Rosetten zu einfachen

[1]) Siehe LUDWIG, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1876.

Säulen geworden, die sich in Folge gegenseitigen Druckes radienartig um den Mittelpunkt des Eies anordnen, ohne denselben jedoch ganz zu erreichen.

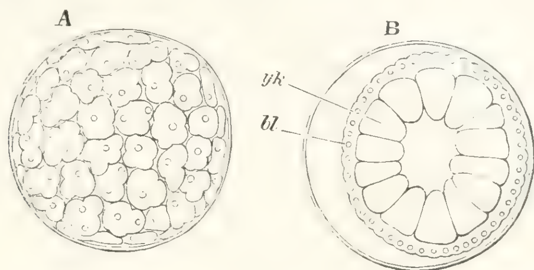


Fig. 54. Oberflächenansicht und optischer Durchschnitt eines späteren Furchungsstadiums von *Philodromus limbatus* (KOCH). (Nach HUB. LUDWIG.)
bl Blastoderm; *yk* Dotterkugeln.

Zu der Zeit, wo nur erst zwei Rosetten vorhanden sind, nimmt das Protoplasma mit seinem Kern in jeder Rosette eine centrale Lage ein; im Verlaufe der späteren Theilungen aber wandert es allmählich gegen die Peripherie hinaus und lagert sich endlich, wenn das Stadium mit zweiunddreissig Rosetten erreicht ist, ganz oberflächlich. Nun sondert sich das peripherische Protoplasma zunächst als kernhaltige Schicht ab (Fig. 54 *B*). Diese stellt das eigentliche Blastoderm dar, in welchem sich die Kerne sehr rasch vermehren, worauf sich endlich um jeden derselben ein sechs- oder vieleckiges Protoplasmafeld abgrenzt und somit ein aus einer einfachen Schicht abgeplatteter Zellen bestehendes Blastoderm gebildet wird. Die innerhalb des Blastoderms liegenden Säulen stellen nun (Fig. 54 *B*) mehr oder weniger scharf von einander getrennte Massen dar, welche nach LUDWIG des Protoplasmas entbehren sollen.

Auf Grund eigener Beobachtungen bin ich geneigt, LUDWIG in Betreff der Natur der nach innen vom Blastoderm liegenden Theile zu widersprechen. Meine Beobachtungen wurden an *Agelena labyrinthica* angestellt und sie beginnen mit dem Ende der Furchung. Zu dieser Zeit finde ich eine oberflächliche Schicht abgeplatteter Zellen und innerhalb dieser eine Anzahl grosser vieleckiger Dotterzellen. In vielen und, wie ich glaube, wohl in allen Dotterzellen liegt ein Kern, von Protoplasma umgeben. Dieselben befinden sich gewöhnlich nicht im Mittelpunkt, sondern an der einen Seite der Dotterzellen und sind so häufig doppelt, dass ich nicht daran zweifle, dass sie sich rasch durch Theilung vermehren. Es erscheint mir sonach wahrscheinlich, dass zu der Zeit, wo sich die oberflächliche Protoplasmaschicht von dem darunter liegenden Dotter abgrenzt, die Kerne in lebhafter Theilung begriffen sind und dass in jeder Dottersäule ein Kern mit dem ihn umgebenden Protoplasma zurückbleibt. Wegen fernerer Einzelheiten verweise ich auf das Capitel über die Arachniden.

Obgleich das Protoplasma am Ende der Furchung eine oberflächliche Lage erreicht hat, so muss doch hervorgehoben werden, dass es anfänglich eine kleine Masse in der Mitte des Eies bildet und erst nachträglich seine peripherische Stellung einnimmt. Ueberdies ist klar, dass im Ei der Spinnen so zu sagen ein Versuch zur vollständigen Furchung gemacht wird, der jedoch nur zu einer Anordnung der Bestandtheile des Eies in Massen rings um jeden Kern und nicht zu einer wirklichen Theilung des Eies in besondere Segmente führt.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass LUDWIG's Beobachtungen über die Furchung bei den Spinnen nur für Arten mit verhältnissmässig kleinen Eiern Geltung haben.

In Zusammenhang mit der Furchung des Eies der Insecten und verwandter Formen verdient erwähnt zu werden, dass BOBRETZKY, dessen Beobachtungen wir einen grossen Theil unserer Kenntniss über diesen Gegenstand verdanken, etwas anderen Ansichten huldigt, als wie sie im Text dargestellt wurden. Er betrachtet die von Protoplasma umgebenen Kerne, welche durch Theilung des primitiven Furchungskernes entstanden sind, als ebenso viele besondere Zellen. Diese sollen sich frei im Dotter herumbewegen, welcher als eine Art von intercellularem Medium wirke. Diese Ansicht will mir nicht sehr einleuchten. Sie steht erstens im Widerspruch mit meinen eigenen Beobachtungen über ähnliche Kerne bei den Spinnen. Dann ist sie auch nicht mit unserer Kenntniss von der Natur des Eies vereinbar und lässt sich nicht auf die Furchung vieler Typen, wie der Spinnen oder selbst von *Eupagurus*, anwenden, mit welcher die Furchung der Insecten doch unzweifelhaft sehr nahe verwandt ist.

Die meisten, wenn nicht alle Fälle, in denen sich eine centrale Dottermasse bildet, kommen bei den Arthropoden vor, in welcher Gruppe centrolecithale Eier ohne Frage die Regel sind. Jedoch scheint auch die Furchung von *Alcyonium palmatum* derjenigen vieler Insecten zu gleichen.

Hier mögen noch eine oder zwei eigenthümliche Varietäten in der Furchung von Eiern dieses Typus erwähnt werden. Die erste, die ich anführen will, ist in der wichtigen Arbeit von E. VAN BENEDEN und BESSELS, welche ich schon so oft zu citiren Gelegenheit hatte, ausführlich beschrieben; dieselbe kennzeichnet die Eier der meisten Arten von *Chondracanthus*, einer parasitischen Crustaceengattung. Das Ei theilt sich auf die gewöhnliche Weise, aber etwas unregelmässig in 2, 4, 8 Segmente, welche in einer centralen Dottermasse zusammenstossen; statt dass aber nun nach der dritten Theilung jedes Segment wieder in zwei gleiche Hälften zerfiele, theilt es sich a u f e i n m a l in vier, und nachdem diese Theilung in vier einmal begonnen hat, kehrt sie bei jedem späteren Furchungsstadium wieder. So beträgt denn die Zahl der Segmente in den successiven Perioden 2, 4, 8, 32, 128 etc. etc. — In einem anderen eigenthümlichen Falle, wofür uns *Asellus aquaticus* [1]) ein Beispiel dar-

[1]) ED. VAN BENEDEN, *Bull. Acad. Belgique*, Vol. XXVIII. 1869.

bietet, verschmelzen nach jeder der ersten Furchungen alle Segmente wieder mit einander und sind nicht mehr unterscheidbar, aber bei der folgenden Furchung tritt doch die doppelte Anzahl von Segmenten auf.

Obgleich es, wie bereits dargethan wurde, undenkbar erscheint, bei centrolecithalen Eiern eine wirkliche meroblastische Furchung zu finden, so ist es doch nichtsdestoweniger wahrscheinlich, dass die scheinbaren Fälle von meroblastischer Furchung bei den Arthropoden von diesem Furchungstypus abzuleiten sind. Die Art, wie der eine Typus in den andern übergehen könnte, lässt sich vielleicht am besten an der Furchung von *Asellus aquaticus* erläutern [1]). In diesem Ei entstehen zuerst grosse Segmente rings um eine centrale Dottermasse, auf die im vorigen Paragraphen beschriebene eigenthümliche Weise; am Ende der ersten Furchungsperiode aber werden von den Dotterzellen winzige Zellen abgegeben, die schliesslich ein oberflächliches Blastoderm bilden. Jedoch kommen sie nicht gleichzeitig an der ganzen Peripherie des Eies zum Vorschein, sondern anfänglich nur an der ventralen und erst später auch an der dorsalen Fläche. Wenn nun die Menge des Nahrungsdotters im Ei zunähme, so dass die Bildung der Dotterzellen unmöglich würde, während zu gleicher Zeit die Bildung der Blastodermzellen am Anfang statt gegen Ende der Furchung stattfände, so könnte eine Protoplasmamasse mit einem Kern zuerst an der späteren Bauchseite des Eies oberflächlich zum Vorschein kommen, sich sodann in der für meroblastische Eier üblichen Weise theilen und so einer Zellschicht den Ursprung geben, welche sich allmählich rings herum bis auf die Rückenseite ausdehnen würde. Die meroblastische Furchung möchte sich vielleicht sogar noch leichter von dem bei den Insecten gefundenen Typus ableiten lassen. Es ist wahrscheinlich, dass die Fälle von *Scorpio*, *Mysis*, *Oniscus*, den parasitischen Isopoden und einigen parasitischen Copepoden zu dieser Kategorie gehören, und es verdient wohl erwähnt zu werden, dass in allen diesen Fällen der Blastoporus auf der Dorsal- und nicht auf der Ventralseite des Eies liegt. Die morphologische Bedeutung dieser letzteren Thatsache wird sich im Folgenden herausstellen.

Die im vorliegenden Abschnitte gewonnenen Resultate lassen sich kurz folgendermaassen zusammenfassen.

1) Eine verhältnissmässig kleine Zahl von Eiern enthält nur sehr wenig oder gar keinen Nahrungsdotter in ihrem Protoplasma eingebettet, und was davon vorhanden, ist gleichförmig vertheilt. Bei solchen Eiern verläuft die Furchung regulär. Sie können als alecithale Eier bezeichnet werden.

2) Die Vertheilung des Nahrungsdotters im Protoplasma des Eies übt einen wichtigen Einfluss auf die Furchung aus.

Die Geschwindigkeit, mit welcher irgend ein Theil des Eies sich furcht, variirt *ceteris paribus* entsprechend der relativen Menge des darin enthaltenen Protoplasmas, und die Grösse der dabei gebildeten Segmente variirt in umgekehrtem Verhältnisse zu der relativen Menge von Protoplasma. Wird der Gehalt an Protoplasma in irgend einem

[1]) Ed. van Beneden, *Bull. Acad. Belgique*, Tome XXVIII, 1869.

Theile des Eies ausserordentlich gering, so findet in diesem Theile gar keine Furchung statt.

Die Eier mit Nahrungsdotter lassen sich je nach der schliesslichen Anordnung desselben im Protoplasma in zwei grosse Gruppen scheiden. In der einen derselben ist der Nahrungsdotter, wenn vorhanden, am vegetativen Pol des Eies concentrirt. In der andern Gruppe hat er sich im Mittelpunkt des Eies angehäuft. Die zu der ersteren Gruppe gehörigen Eier nennen wir telolecithale, die der letzteren centrolecithale Eier.

Innerhalb jeder Gruppe lässt sich mehr als ein Typus unterscheiden. In der ersten Gruppe sind diese Typen 1) inaequale Furchung und 2) partielle Furchung. Die Eigenthümlichkeiten dieser beiden Typen sind bereits so ausführlich erläutert worden, dass ich dieselben hier nicht zu wiederholen brauche.

In der zweiten Gruppe gibt es drei verschiedene Typen: 1) aequale, 2) inaequale Furchung, — diese beiden äusserlich ähnlich den ebenso benannten Typen der ersten Gruppe; — und 3) superficielle Furchung. Diese weicht von allem ab, was in der ersten Gruppe vorkommt, und charakterisirt sich durch das Auftreten einer oberflächlichen Zellschicht rings um eine centrale Dottermasse. Diese Zellen können nun entweder gleichzeitig oder successive zum Vorschein kommen, stets aber stammen ihre Kerne von der innerhalb des Eies stattgefundenen Furchung des ersten Furchungskernes ab.

Das Verhältniss der Eitypen zu den Eigenthümlichkeiten der Furchung lässt sich hienach auf folgende Weise tabellarisch darstellen:

	Furchung:
1) Alecithale Eier	regulär.
2) Telolecithale Eier	a) inaequal, b) partiell.
3) Centrolecithale Eier	a) regulär (die Segmente in der centralen Dottermasse vereinigt), b) inaequal (die Segmente in der centralen Dottermasse vereinigt), c) superficiell.

Obgleich nun die hier beschriebenen mannichfaltigen Furchungstypen ein sehr verschiedenartiges Aussehen darbieten, so sind sie doch nichtsdestoweniger sämmtlich als Kundgebungen derselben ererbten Tendenz zur Theilung zu betrachten, welche nur je nach den Umständen, unter denen die Tendenz zum Ausdruck gelangt, von einander abweichen.

Diese Tendenz dürfen wir wahrscheinlich als die embryologische Wiederholung jener Phase in der Entwicklung der Metazoen auffassen, welche den Uebergang vom Protozoen- zum Metazoenzustande darstellte.

Aus den in diesem Capitel erwähnten Thatsachen wird der Leser bereits ersehen haben, dass Aehnlichkeit oder Verschiedenheit der

Furchung keineswegs einen sicheren Führer zur Auffindung der Verwandtschaften abgeben kann. In vielen Fällen allerdings mag ein besonderer Furchungstypus eine ganze Gruppe charakterisiren; in vielen andern Fällen aber zeigen ganz nah verwandte Thiere hinsichtlich ihrer Furchung die allergrössten Unterschiede, wie z. B. die verschiedenen Species der Gattung *Gammarus*. Der Charakter der Furchung hat einen grossen Einfluss auf die ersten Entwicklungserscheinungen, obgleich natürlich gar keinen auf die ausgewachsene Form.

AEUSSERE FURCHUNGSERSCHEINUNGEN.

105) E. Haeckel. „Die Gastrula u. Eifurchung." *Jenaische Zeitschrift.* Vol. IX. 1877.

106) Fr. Leydig. „Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in d. Thierwelt u. nach ihrer Bedeutung." *Oken, Isis.* 1848.

ERSTER THEIL.

SYSTEMATISCHE EMBRYOLOGIE.

ERSTER THEIL.

SYSTEMATISCHE EMBRYOLOGIE.

EINLEITUNG.

Bei sämmtlichen Metazoen folgt auf die Furchung eine Reihe von Veränderungen, welche zu einer Anordnung der Embryonalzellen in bestimmte Schichten oder Membranen führen, die als die Keimblätter bezeichnet werden. Stets sind zwei solche Blätter vorhanden, das Epiblast und das Hypoblast, und in der Mehrzahl der Fälle schiebt sich noch eine dritte Schicht, das sogenannte Mesoblast, zwischen jene ein. Es ist nichts weiter als eine fortschreitende Differenzirung der Keimblätter, wodurch sich die Organe des ausgewachsenen Thieres aufbauen, und dem entsprechend ist es in der Sprache der Embryologie üblich, die einzelnen Organe als von diesem oder jenem Keimblatte abstammend zu bezeichnen.

Am Schlusse der Abtheilung dieses Werkes, welche der systematischen Embryologie gewidmet ist, soll eine Erörterung der schwierigen Fragen gegeben werden, die sich in Betreff der vollständigen oder theilweisen Homologie dieser Blätter innerhalb der Metazoen und hinsichtlich der Bedeutung erheben, welche den verschiedenen Processen beizulegen ist, durch die sie ihren Ursprung nehmen; jedoch dürften auch hier schon einige Worte über die allgemeinen Schicksale der Blätter und die allgemeine Natur der Vorgänge, durch welche sie gebildet werden, wohl am Platze sein.

Von den drei genannten Blättern sind das Epiblast und das Hypoblast als die primären anzusehen. Das Epiblast ist im wesentlichen das primitive Integument und stellt die schützende und empfindende Schicht dar. Aus ihr gehen die Haut, die Oberhaut und das Nervensystem mit den speciellen Sinnesorganen hervor. Das Hypoblast ist im wesentlichen die verdauende und absondernde Schicht und lässt die Epithelauskleidung des Darmrohres und der mit ihm zusammenhängenden Drüsen entstehen.

Das Mesoblast wird in vollständig ausgebildetem Zustand nur bei den Formen angetroffen, die höher organisirt sind als die Coelenteraten. Dasselbe liefert das allgemeine Bindegewebe, das innere Skelet, das Muskelsystem, die Auskleidung der Leibeshöhle, das Gefäss- und das Excretionssystem. Wahrscheinlich ist es ursprünglich durch Differenzirung der beiden primären Blätter entstanden, und bei allen Gruppen mit wohl entwickelter Leibeshöhle spaltet es sich in zwei Schichten. Die eine derselben bildet einen Theil der Körperwandung und heisst somatisches Mesoblast, die andere hilft die Wandungen der Eingeweide bilden und wird als splanchnisches Mesoblast unterschieden.

Eine sehr grosse Anzahl, um nicht zu sagen die grosse Mehrzahl der Organe stammt von zweien der Keimblätter ab. So besitzen z. B. viele Drüsen eine innere Auskleidung von Hypoblast, welche von einer mesoblastischen Schicht überzogen wird.

Die Processe, durch welche die Keimblätter zur Ausbildung kommen, werden in bedeutendem Grade vom Charakter der Furchung beeinflusst, welcher seinerseits, wie im letzten Capitel gezeigt wurde, vorzugsweise von der Vertheilung des Nahrungsdotters abhängt. Wo die Furchung regulär verläuft und zur Bildung einer Blastosphaere führt, da differenziren sich das Epiblast und das Hypoblast gewöhnlich auf eine der folgenden Weisen von den gleichartigen, die Wand der Blastosphaere bildenden Zellen:

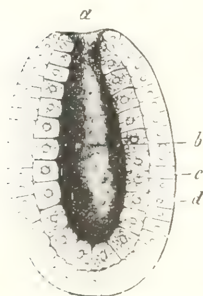


Fig. 55. Durchschnitt einer Gastrula. (Aus GEGENBAUR.)
a. Blastoporus; *b*. Archenteron; *c*. Hypoblast; *d*. Epiblast.

1) Die eine Hälfte der Blastophaere kann sich gegen die andere Hälfte einstülpen. So entsteht eine zweischichtige Halbkugel, welche sich bald verlängert, während sich ihre Oeffnung zu einem engen Loch verkleinert (Fig. 55). Die aus einem solchen Process hervorgehende Embryonalform ist als Gastrula bekannt. Der Process, durch welchen sie entsteht, wird als embolische Invagination oder kurz als Invagination bezeichnet. Von den beiden Schichten, aus denen sie besteht, stellt die innere *(c)* das Hypoblast, die äussere *(d)* das Epiblast dar, während die Oeffnung, welche in ihre von Hypoblast ausgekleidete Höhlung führt, der Blastoporus ist *(a)*. Die Höhlung selbst heisst Archenteron *(b)*.

2) Die Zellen der Blastosphaere können sich selbst durch einen concentrischen Spaltungsprocess in zwei Schichten theilen (Fig. 56, *3*). Die beiden Schichten sind wie zuvor das Epiblast und das Hypoblast und den Vorgang, durch welchen sie entstehen, nennt man Delamination. Die centrale Höhlung oder das Archenteron (*F*) ist im letzteren Falle die ursprüngliche Furchungshöhle und nicht ein ganz neuer Hohlraum wie bei der Invagination. In Folge einer Durchbohrung der aus der Delamination hervorgegangenen geschlossenen doppelwandigen Blase kommt aber eine Embryonalform zu stande,

deren Bau von der durch Invagination entstandenen Gastrula nicht zu unterscheiden ist (Fig. 56, *4*). Die Oeffnung (*M*) wird aber in diesem Fall nicht als Blastoporus, sondern als Mund bezeichnet.

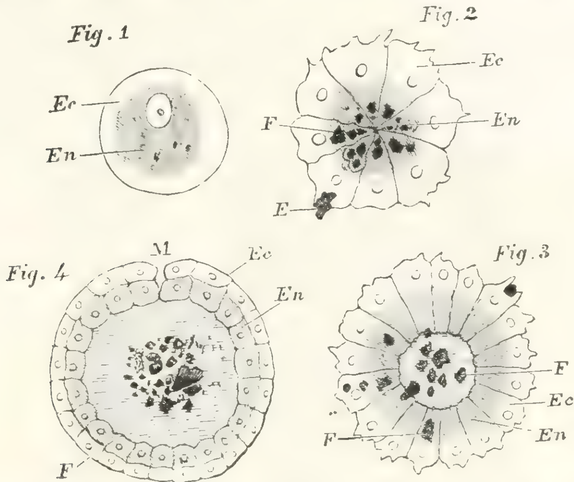


Fig. 56. Durchschnittsbilder zur Veranschaulichung der Bildung einer Gastrula durch Delamination. (Nach LANKESTER.)
Fig. 1. Ei.
Fig. 2. Ein Stadium in der Furchung.
Fig. 3. Beginn der Delamination nach dem Auftreten einer centralen Höhlung.
Fig. 4. Am Ende der Delamination; der Mund bildet sich bei *M*.
In Fig. 1, 2 und 3 bedeutet *Ec*. Ektoplasma, *En*. Entoplasma.
In Fig. 4 bedeutet *Ec*. Epiblast, *En*. Hypoblast.

Verläuft die Furchung nicht nach dem regulären Typus, so sind die oben beschriebenen Vorgänge in der Regel ziemlich modificirt. Der Dotter erscheint meistens in den Zellen zusammengedrängt, welche sich bei der einfachen Gastrula einstülpen würden. In Folge dessen sind diese Zellen 1) während der Furchung deutlich gegen die Epiblastzellen abgegrenzt und 2) viel umfänglicher als die letzteren. Die bedeutende Grösse der Hypoblastzellen bedingt nun eine Abänderung des normalen Processes der embolischen Invagination und verursacht die Ersetzung derselben durch einen andern Vorgang, nämlich durch die Ausbreitung der Epiblastzellen als dünne Schicht über das Hypoblast. Dieser Vorgang (Fig. 57) wird die epibolische Invagination genannt. Der Punkt, wo die vollständige Einschliessung der Hypo-

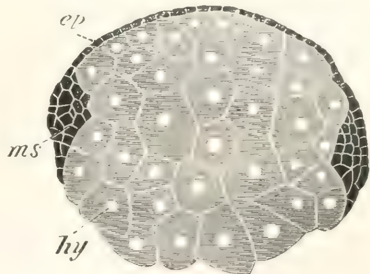


Fig. 57. Querschnitt durch das Ei von *Euaxes* während eines frühen Entwicklungsstadiums. (Nach KOWALEVSKY.)
ep. Epiblast; *ms*. Mesoblaststreifen; *hy*. Hypoblast.

blastzellen beendigt wird, heisst Blastoporus. Zwischen dieser epibolischen und der embolischen Invagination sind auch alle möglichen Uebergangszustände gefunden worden.

Bei der Delamination findet, wenn die Furchung nicht gleichförmig verläuft oder wenn eine solide Morula gebildet wird, die Differenzirung von Epiblast und Hypoblast in der Weise statt, dass sich eine solide centrale Zellmasse von den peripherischen Zellen abhebt (Fig. 58 *A*).

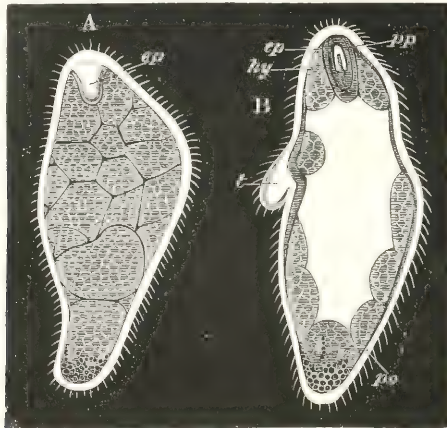


Fig. 58. Zwei Entwicklungsstadien von *Stephanomia pictum*. (Nach METSCHNIKOFF).
A. Stadium nach der Delamination. *ep*. Epiblasteinstulpung, um die Pneumatocyste zu bilden.
B. Spateres Stadium nach der Bildung der Magenhöhle in dem soliden Hypoblast. *po*. Polypit; *t*. Tentakel; *pp*. Pneumatophor; *ep*. Epiblasteinstülpung, um die Pneumatocyste zu bilden; *hy*. Hypoblast in der Umgebung der Pneumatocyste.

Bei der epibolischen Invagination sowohl als bei dem eben besprochenen Delaminationstypus entsteht in den meisten Fällen eine archenterische Höhlung secundär in der soliden Masse des Hypoblasts (Fig. 58 B).

Die Eier mit partieller Furchung zeigen gewöhnlich eine gewisse Modification der epibolischen Gastrula.

Das Thierreich bietet zahlreiche Varietäten der hier beschriebenen Typen von Invagination und Delamination dar und bei nicht wenigen Formen entstehen sogar die Keimblätter in einer Weise, die sich weder mit dem einen noch mit dem andern dieser Processe in Zusammenhang bringen lässt.

Das Mesoblast entsteht in der Regel erst nach den beiden primitiven Keimblättern. Es stammt dann von dem einen oder von beiden andern Blättern ab, allein seine Entstehungsart ist so mannichfaltig, dass es nutzlos wäre, hier einen Versuch zur Classification derselben zu machen. Bei der Invagination entsteht es oft an den Lippen des Blastoporus (Fig. 57—59), während in andern Fällen ein Theil desselben als paarige hohle Auswüchse der Wandungen des Archenterons

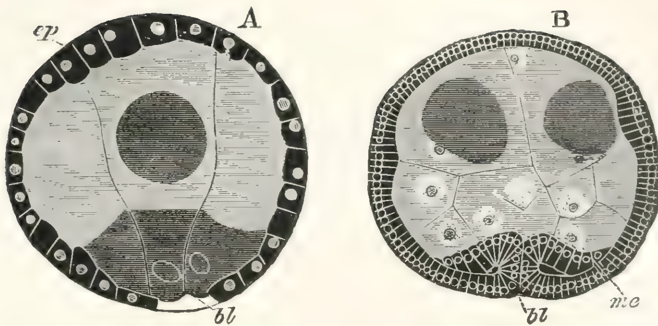


Fig. 59. Epibolische Gastrula von *Bonellia*. (Nach SPENGEL.)
A. Stadium, in welchem die vier Hypoblastzellen beinah ganz eingeschlossen sind.
B. Stadium, nachdem die Bildung des Mesoblasts durch Einfaltung der Lippen des Blastoporus begonnen hat.
ep. Epiblast; *me.* Mesoblast; *bl.* Blastoporus.

seinen Anfang nimmt. Solche Auswüchse sind in Fig. 60, *B* und *C* bei *pv* dargestellt. Der Hohlraum der Auswüchse stellt dann die Leibeshöhle und die Wandungen derselben das somatische und das splanchnische Blatt des Mesoblasts dar (Fig. 60 *C*, *sp* und *so*). Das

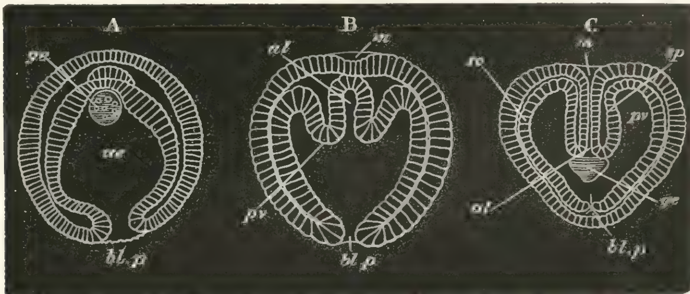


Fig. 60. Drei Stadien in der Entwicklung von *Sagitta* (*A* und *C* nach BÜTSCHLI, *B* nach KOWALEVSKY). Die drei Embryonen sind in gleicher Lage dargestellt.
A. Gastrulastadium.
B. Das darauf folgende Stadium, in welchem das primitive Archenteron sich in drei Theile zu scheiden beginnt, von welchen die beiden seitlichen dazu bestimmt sind, das Mesoblast zu bilden.
C. Späteres Stadium, in welchem die Mundeinstülpung (*m*) in offene Verbindung mit dem Darmcanal getreten und der Blastoporus geschlossen ist.
m. Mund; *al.* Nahrungsrohr; *ae.* Archenteron; *bl.p.* Blastoporus; *pv.* periviscerale Höhlung; *sp.* splanchnisches Mesoblast; *so.* somatisches Mesoblast; *ge.* Geschlechtsorgane.

Archenteron verwandelt sich stets zum Theil in einen Abschnitt des dauernden Nahrungsrohres; der so entstandene Abschnitt wird dann als Mesenteron bezeichnet. Meistens jedoch kommen ausserdem noch zwei Theile des Nahrungsrohres dazu, das sogenannte Stomodaeum und das Proktodaeum, welche von Epiblasteinstülpungen herstammen. Aus ihnen gehen das orale resp. das anale Ende des Darmcanals hervor.

LITERATUR.

107) K. E. VON BAER. „Ueber Entwicklungsgeschichte d. Thiere." Königsberg, 1828—1837.

108) C. CLAUS. *Grundzüge d. Zoologie.* Marburg u. Leipzig, 1879.

109) C. GEGENBAUR. *Grundriss d. vergl. Anatomie.* Leipzig, 1878.

110) E. HAECKEL. *Studien z. Gastraea-Theorie.* Jena, 1877 u. *Jenaische Zeitschrift,* Vol. VIII u. IX.

111) E. HAECKEL. *Natürliche Schöpfungsgeschichte.* Leipzig, 1876.

112) E. HAECKEL. *Anthropogenie.* Leipzig, 1874.

113) TH. H. HUXLEY. *The Anatomy of Invertebrated Animals.* Churchill, 1877.

114) E. R. LANKESTER. „Notes on Embryology and Classification." *Quart. J. of Micr. Science,* Vol. XVII. 1877.

115) A. S. P. PACKARD. *Life Histories of Animals, including Man, or Outlines of Comparative Embryology.* Holt u. Co., New York, 1876.

116) H. RATHKE. *Abhandlungen z. Bildungs- u. Entwicklungsgesch. d. Menschen u. d. Thiere.* Leipzig, 1833.

IV. CAPITEL.

DICYEMIDAE UND ORTHONECTIDAE.

Dicyemidae.

Der Bau und die Entwicklung dieser merkwürdigen Schmarotzer in den Nieren der Cephalopoden sind in neuester Zeit durch die Untersuchungen von E. van Beneden ziemlich gut bekannt geworden, und obgleich ein männliches Element nicht entdeckt wurde, so gehen doch die Embryonen aus Körpern hervor, die eine grosse Aehnlichkeit mit gewöhnlichen Eiern haben.

Van Beneden hat gezeigt, dass *Dicyema* im ausgewachsenen Zustand besteht aus 1) einer einzigen Schicht bewimperter Epiblastzellen, welche vorn etwas modificirt sind, um eine kopfartige Verbreiterung zu bilden, und 2) einer grossen kernhaltigen Hypoblastzelle, die vom Epiblast rings umschlossen wird. Es gibt zwei Arten von Embryonen, beide aber gehen aus Keimen hervor, die in der Hypoblastzelle entstehen. Die beiden Arten von Embryonen kommen in Individuen von etwas verschiedener Form vor. Die eine Art, von Van Beneden als wurmförmiger Embryo bezeichnet, entwickelt sich in den längeren und dünneren Individuen von *Dicyema*, welche danach Nematogene genannt wurden. Diese Embryonen gehen direct, ohne Metamorphose in die älterliche Form über.

Die zweite Embryoart, die infusorienförmige, ist sehr verschieden von ihrem Erzeuger und führt eine selbständige Existenz. Ihr späteres Schicksal ist noch unbekannt. Sie entsteht in den kürzeren und dickeren Individuen von *Dicyema*, welche als Rhombogene bezeichnet worden sind.

Der wurmförmige Embryo. Die Keime oder Zellen, welche die wurmförmigen Embryonen liefern, entstehen endogen in dem protoplasmatischen Netzwerk der axialen Hypoblastzelle. Sie kommen als kleine, aber wohl abgegrenzte Kugeln mit einem winzigen Körper in ihrer Mitte zum Vorschein. An diesen Kugeln differenzirt sich eine Rindenschicht, die immer dicker wird und dem Körper einer

Zelle den Ursprung gibt, deren Kern und Kernkörperchen von dem inneren Theil der ursprünglichen Kugel und dem winzigen centralen Körper gebildet werden. Diese Keime können in allen Theilen der Hypoblastzelle auftreten und sind häufig sehr zahlreich vorhanden.

Ist der Keim vollständig ausgebildet, so erleidet er eine ganz ähnliche Furchung wie ein gewöhnliches Ei. Er zerfällt erst in zwei und dann in vier annähernd gleiche Segmente. Von den vier Segmenten bleibt jedoch eines während der ganzen übrigen Entwicklung durchaus passiv. Die andern drei theilen sich und ordnen sich derartig, dass sie die passive Zelle nach Art eines Bechers theilweise einschliessen (Fig. 61 *A*). Die aus ihrer Theilung entstandenen sechs Zellen theilen sich dann abermals, so dass zwölf Zellen vorliegen, welche die passive Zelle fast ganz umschliessen, indem nur an einem Punkt eine kleine Oeffnung bleibt. Der ganze Vorgang, durch welchen die centrale Zelle eingeschlossen wird, ist, wie E. VAN BENEDEN zeigt, identisch mit der Bildung einer Gastrula durch Epibolie und die Stelle, wo die centrale Zelle unbedeckt bleibt, entspricht dem Blastoporus. Letztere geht später in die Hypoblastzelle, die peripherischen Zellen in das Epiblast des ausgewachsenen Thieres über.

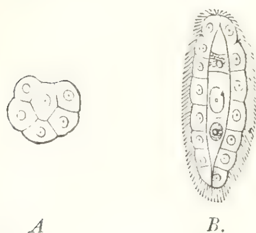


Fig. 61. *A*. Gastrulastadium v. *Dicyema typus*. *B*. Wurmförmiger Embryo von *Dicyema typus*. (Aus GEGENBAUR, nach E. VAN BENEDEN.)

Inzwischen hat der Embryo eine ovale Form angenommen; der Blastoporus liegt an dem einen Pol der langen Axe des Ovals, wo sich später die kopfartige Verbreiterung bildet.

Die weitere Entwicklung besteht hauptsächlich in dem Verschluss des Blastoporus und einer Zunahme in der Zahl der Epiblastzellen. Noch bevor die Entwicklung vollendet ist und während der Embryo noch im Körper des Mutterthieres liegt, kommen in der Hypoblastzelle zwei neue Keime, welche sich zu Embryonen auszubilden bestimmt sind, auf jeder Seite des Kernes je einer, zum Vorschein (Fig. 61 *B*). Der Embryo verlängert sich nun immer mehr, während seine vordersten Zellen sich in die Polzellen umwandeln. An der ganzen Oberfläche treten gleichzeitig Wimpern auf und der Embryo bahnt sich seinen Weg aus dem mütterlichen Körper hinaus, gewöhnlich am Kopfende desselben, und beginnt selbst seine parasitische Lebensweise in der Niere des Wohnthieres, auf welchem er sich befindet. Zur Zeit seiner Geburt kann der Embryo bereits eine Anzahl von Keimen und häufig sogar in der Entwicklung begriffene Embryonen enthalten.

Der infusorienförmige Embryo. Diese Embryonen sind befähigt, im Seewasser zu leben, und führen höchst wahrscheinlich eine freie Existenz. In dem am weitesten entwickelten Zustand, der bisher bekannt geworden ist, zeigen sie den folgenden ziemlich complicirten Bau (Fig. 62 *D*, *E*, *F*, *G*).

Der Körper hat ungefähr die Gestalt einer Birne, deren dickes Ende beim Schwimmen vorangeht, während das andere etwas spitzere Ende nach hinten sieht. Das erstere können wir demnach als vorderes, das letztere als hinteres Ende oder Schwanz bezeichnen. Am vorderen Ende liegt ein Paar lichtbrechender Körper (*r*), unterhalb deren sich ein unpaariges Organ befindet, das man die Urne nennen kann.

Der Bau der Urne, der lichtbrechenden Körper und des Schwanzes soll nun der Reihe nach beschrieben werden.

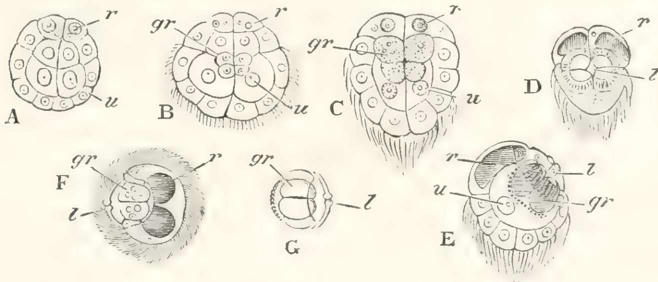


Fig. 62. Infusorienförmiger Embryo von *Dicyema*.
A. B. C. Drei spätere Entwicklungsstadien.
D. E. F. Drei verschiedene Ansichten der ausgewachsenen Larve: *D.* von vorn, *E.* von der Seite und *F.* von oben.
G. Seitenansicht der Urne.
u. Wandung, *l.* Deckel der Urne, *r.* lichtbrechende Körper, *gr.* die das Innere der Urne erfüllenden körnigen Körper.

Die Urne besteht aus drei Theilen: 1) einer Wandung (*u*), 2) einem Deckel (*l*) und 3) einem Inhalt (*gr*). Die Wandung der Urne ist halbkugelförmig und setzt sich aus zwei aneinandergelegten Hälften zusammen (Fig. *F*). Ihre Concavität sieht nach vorn und in ihrem Rand ist eine Anzahl stabförmiger Körperchen eingebettet, welche in der Ansicht von vorn wie ein nahe der Oberfläche gelegener Ring aussehen (Fig. *D*). Der Deckel hat die Form einer niedrigen Pyramide mit nach aussen gewendeter Spitze. Er besteht aus vier Segmenten (Fig. *D*). Den Inhalt der Urne, welcher ihren Hohlraum vollständig ausfüllt, bilden vier vielkernige, in Form eines Kreuzes angeordnete Zellen, welche bei schwacher Vergrösserung als körnige Körper erscheinen (Fig. *F*). Sie werden vom Embryo häufig, und zwar wie es scheint willkürlich, ausgestossen.

Die lichtbrechenden Körper (*r*), zwei an Zahl, die zu beiden Seiten der Mittellinie liegen, bestehen aus einem Material, das jedenfalls nicht fettiger Natur ist und sich gegen die meisten Reagentien passiv verhält. Jeder wird von einer besonderen Kapsel umhüllt, in der man zu Zeiten auch mehr als einen lichtbrechenden Körper bemerkt. Der Schwanz ist ein kegelförmiges Gebilde, das von wimpertragenden körnigen Zellen gebildet wird.

Es hat sich bisher noch keinerlei plausible Vermuthung hinsichtlich der Function sei es der Urne oder der lichtbrechenden Körper aufstellen lassen.

Die infusorienförmigen Embryonen entstehen auch aus Keimen, die jedoch einen andern Ursprung haben als die der wurmförmigen Embryonen. In der axialen Hypoblastzelle treten auf nicht näher bekannte Weise eine bis fünf Zellen auf und jede derselben lässt durch einen endogenen Process mehrere Zellgenerationen aus sich hervorgehen, welche sich alle zu infusorienförmigen Embryonen entwickeln.

Die primitive Zelle nennt Van Beneden das Germogen. Im Protoplasma desselben tritt zuerst endogen eine Anzahl von Keimen auf, an deren Bildung jedoch der Kern des Germogens keinen Antheil nimmt. Schliesslich lösen sie sich von der älterlichen Zelle ab und gruppiren sich concentrisch um dieselbe. Auf gleiche Weise entsteht dann eine zweite und eine dritte Generation von Keimen, bis das ganze Protoplasma der primitiven Zelle zur Bildung solcher Keime aufgebraucht ist und nichts anderes davon übrig bleibt als der Nucleus. Die so entstandenen Keime sind ungefähr in drei concentrische Schichten geordnet, von denen die innerste am jüngsten ist. In einem einzigen Rhombogen können eine bis fünf Keimmassen vorhanden sein. Die Keime machen nun eine Theilung durch, in deren Verlauf ihre Kerne sehr schön die Spindelmodification zeigen. Während der Furchung nimmt der Embryo allmählich seine bleibende Form an und unter den ihn zusammensetzenden Zellen lassen sich vier durch ihre beträchtlichere Grösse von den übrigen unterscheiden (Fig. 62 *A*, *u*). Aus den beiden grössten derselben gehen die Wandungen der Urne und ausserdem vier kleinere Zellen hervor (Fig. 62 *B*, *gr*), welche später vielkernig werden und die vier körnigen Zellen in der Urne darstellen. Die beiden andern Zellen werden zum Deckel der Urne. Anfänglich liegen die Theile der Urne neben einander, aber im Verlauf der Entwicklung wandern die Zellen, welche die Wandung der Urne bilden, nach innen und die vier körnigen Zellen werden in ihre Concavität hineingedrängt. Zu gleicher Zeit verändern die Zellen, welche den Deckel der Urne liefern, ihre Stellung, so dass sie nun der Wandung der Urne aufliegen. Die beiden unmittelbar über der Urne liegenden Zellen geben den lichtbrechenden Körpern den Ursprung (Fig. 62 *A*, *B*, *C*, *r*), während die übrigen Zellen des Embryos zum Schwanz werden (Fig. 62 *C*). Der Embryo bedeckt sich mit Wimpern und erreicht beinah seine volle Ausbildung, bevor er die älterlichen Gewebe verlässt. Gewöhnlich tritt er am Kopfende aus.

Wie schon erwähnt ist es wahrscheinlich, dass die infusorienförmigen Embryonen die Nieren ihrer Wirthe verlassen und eine freie Existenz führen. Was jedoch später aus ihnen wird, ist nicht bekannt, obgleich kaum bezweifelt werden kann, dass sie dazu dienen, die Species auf neue Wohnthiere überzutragen.

So lange wir die weitere Entwicklung der infusorienförmigen Embryonen noch nicht kennen, ist es unmöglich, in Betreff der Verwandtschaftsbeziehungen dieses merkwürdigen Parasiten zu einem bestimmten Schluss zu gelangen. Van Beneden schlägt vor, denselben

wegen seiner einfachen Organisation als Vertreter einer besondern Gruppe zwischen die Protozoen und die Metazoen zu stellen. Es ist jedoch sehr wohl möglich, dass die Einfachheit seiner Organe nur das Ergebniss einer parasitischen Lebensweise ist, eine Ansicht, welche in dem häufig wiederkehrenden Process der endogenen Zellbildung in der axialen Hypoblastzelle ein Stütze findet. Es ist nämlich durch STRASBURGER deutlich dargethan worden, dass die endogene Zellbildung secundär von der Zelltheilung abzuleiten ist, so dass also das Vorkommen dieses Processes bei *Dicyema* darauf hinweist, dass sein Hypoblast ursprünglich vielzellig war. Es ist auch nicht unmöglich, dass sich der räthselhafte infusorienförmige Embryo vielleicht zu einer geschlechtlichen Form entwickelt, deren Nachkommenschaft erst bestimmt ist, den Entwicklungscyklus abzuschliessen, indem sie abermals zum Schmarotzer in den Nieren eines Cephalopoden wird.

LITERATUR.

117) E. VAN BENEDEN. „Recherches sur les Dicyémides." *Bull. de l'Académie roy. de Belgique,* 2e sér. Tom. XLI. Nr. 6 u. T. XLII. Nr. 7, 1876. Diese Abhandlung enthält auch ein vollständiges Literaturverzeichniss.

118) A. KÖLLIKER. *Ueber Dicyema paradoxum, den Schmarotzer der Venenanhänge der Cephalopoden.*

119) AUG. KROHN. „Ueber d. Vorkommen von Entozoen, etc." *Froriep, Notizen,* VII. 1839.

Orthonectidae.

In neuester Zeit haben GIARD und METSCHNIKOFF eine Anzahl winziger Parasiten, welche verschiedene Nemertinen, Turbellarien und Ophiuriden bewohnen, genauer studirt und der erstere hat dieselben zu einer besonderen Gruppe vereinigt, die er Orthonectidae nennt. Ihre erste Entdeckung verdanken wir W. C. MCINTOSH.

Im ausgewachsenen Zustand sind es[1]) (METSCHNIKOFF) ungefähr birnförmige Körper, welche aus einer Art von Zellenplasmodium mit unregelmässigen lappigen Fortsätzen bestehen. Im Innern dieses Körpers befinden sich Eier in allen Stadien der Entwicklung. Bei dem von METSCHNIKOFF untersuchten Typus *(Intoshia gigas)* erfahren die Eier eine reguläre Furchung, welche zur Bildung einer Blastosphaere führt, an der erst später durch Delamination eine innere Schicht entsteht. Es kommen eine kleinere und eine grössere Art von Embryonen zur Ausbildung, aber die Embryonen in jedem einzelnen Weibchen gehören einem und demselben Typus an. Die grösseren werden zu Weibchen, die kleineren zu Männchen.

Die weiblichen Embryonen sind eiförmig. Die äussere Zellschicht oder das Epiblast bedeckt sich mit Wimpern und zerfällt in neun Segmente, unter denen sich das zweite durch den Mangel von Cilien und den Besitz von lichtbrechenden Körperchen vor den übrigen auszeichnet. Die

[1]) Dies gilt zum mindesten für den von METSCHNIKOFF untersuchten Typus. Von den übrigen Formen ist noch nicht die ganze Geschichte bekannt.

innere Schicht, welche eine centrale Höhlung umgibt und die man für das Hypoblast halten könnte, wandelt sich nach Metschnikoff in Eier um.

Die männlichen Embryonen sind länglicher als die weiblichen, von welchen sie sich auch noch durch den Besitz von blos sechs Segmenten unterscheiden. Die Zellen der innern Schicht lösen sich schliesslich in Spermatozoen auf.

Die Larven gelangen wahrscheinlich ins Freie und während dieses freien Zustandes scheint eine Befruchtung stattzufinden. Wenn die weiblichen Larven wieder parasitisch werden, so erleiden sie eine Metamorphose, deren Stadien noch nicht beobachtet worden sind, in deren Verlauf aber die Epiblastzellen wahrscheinlich zu einem Plasmodium verschmelzen.

Die Beobachtungen von Giard sind in verschiedenen Punkten nicht mit denen von Metschnikoff vereinbar; es scheint aber aus der Darstellung des letzteren hervorzugehen, dass Giard die Männchen und Weibchen einer Species als zwei verschiedene Arten beschrieben hat und dass seine Angabe, es finde bei einer seiner Species eine inaequale Furchung statt, auf welche eine epibolische Gastrula folge, auf die vorübergehende Verschmelzung zweier in der Furchung begriffener Eier zurückzuführen ist. Giard hat ausserdem eine Beschreibung von einer inneren gemmiparen Fortpflanzung gegeben, gegen deren Genauigkeit Metschnikoff Zweifel erhoben hat. — Die Verwandtschaften der *Orthonectidae* sind nicht minder dunkel wie die der *Dicyemidae*, obschon auch hier kaum zu bezweifeln ist, dass sich ihre Organisation in Zusammenhang mit ihrer parasitischen Lebensweise sehr vereinfacht hat. Die Entstehung der Fortpflanzungsproducte im axialen Gewebe ist ein Charakterzug, den sie mit den *Dicyemidae* gemein haben.

LITERATUR.

120) Alf. Giard. „Les Orthonectida, classe nouv. du Phylum des Vers.“ *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, Vol. XV. 1879.

121) El. Metschnikoff. „Zur Naturgeschichte der *Orthonectidae*.“ *Zoologischer Anzeiger*, No. 40—43. 1879.



V. CAPITEL.

PORIFERA.

Obgleich innerhalb der letzten Jahre grössere Fortschritte in unserer Kenntniss von der Entwicklung der Schwämme gemacht worden sind als wohl in irgend einer andern Gruppe, so bleibt doch noch Vieles in Dunkel gehüllt und es ist bisher nicht möglich, eine allgemeine, auf die ganze Gruppe anwendbare Darstellung davon zu geben.

Calcispongiae. Die Form, welche bisher am eingehendsten bearbeitet worden, ist *Sycandra raphanus*, ein Kalkschwamm (METSCHNIKOFF, No. 132 und 134, F. E. SCHULZE, No. 139 und 142), und ich werde daher meine Darstellung mit der Lebensgeschichte dieser Species beginnen.

Das Ei von *Sycandra* hat wie bei andern Schwämmen die Form einer nackten amoeboiden kernhaltigen Protoplasmamasse. Nach Analogie mit den übrigen Gliedern der Ordnung ist nicht zu bezweifeln, dass es von einem männlichen Element befruchtet wird, obgleich sich dies noch nicht unmittelbar hat nachweisen lassen; — auch die Veränderungen, welche die Befruchtung begleiten, sind noch ganz unbekannt.

Die Eifurchung und die ersten Entwicklungsstadien laufen noch innerhalb der Gewebe des älterlichen Thieres ab. Die Furchung ist etwas eigenthümlich, obgleich nur eine Modification der regulären Furchung. Das Ei theilt sich längs einer verticalen Ebene zuerst in zwei, dann in vier gleiche Segmente. Allein selbst wenn erst zwei Segmente gebildet sind, erscheint bereits jedes derselben am einen Ende breit, am andern zugespitzt. Aus den spitzen Enden gehen die bewimperten, aus den breiten Enden die körnigen Zellen der künftigen Larve hervor. Statt dass nun die nächste Theilung wie gewöhnlich nach einer horizontalen (äquatorialen) Ebene stattfände, tritt sie vielmehr längs zweier verticaler Ebenen ein, welche in der Mitte zwischen den beiden ersten Furchungsebenen liegen. So entstehen acht gleiche Segmente, jedes von der Form einer Pyramide.

Sämmtliche Segmente liegen in einer Reihe und sind so angeordnet, dass das Ei die Gestalt eines niedrigen Kegels bekommt, dessen Spitze von den spitzen Enden der einzelnen Segmente gebildet wird (Fig. 63 *B*). Jedoch berühren sich diese Spitzen nicht vollständig, sondern sie lassen einen centralen Raum zwischen sich, welcher eine wirkliche Durchbohrung des Eies durch die Axe desselben darstellt, die an beiden Enden offen ist (Fig. 63 *A*). Die ersten Andeutungen dieser

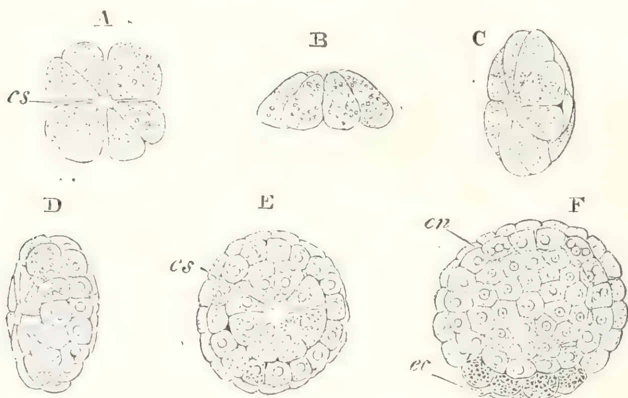


Fig. 63. Mehrere Stadien der Furchung von *Sycandra raphanus*. (Copie nach F. E. Schulze.)

A. Stadium mit acht noch paarweise angeordneten Segmenten, von oben gesehen.
B. Seitenansicht des Stadiums mit acht Segmenten.
C. Seitenansicht des Stadiums mit sechzehn Segmenten.
D. Seitenansicht des Stadiums mit achtundvierzig Segmenten.
E. Obere Ansicht desselben Stadiums.
F. Seitenansicht des Embryos im Blastosphaerastadium: die acht körnigen Zellen, aus welchen das Epiblast des fertigen Thieres hervorgeht, sind am untern Pol sichtbar.
cs. Furchungshöhle; *ec*. körnige Zellen, welche das Epiblast bilden; *ep*. helle Zellen, welche das Hypoblast bilden.

Durchbohrung kommen zum Vorschein, wenn nur erst vier Segmente vorhanden sind, und in der That ist sie auch als Homologon der Furchungshöhle anderer Eier zu betrachten. Die nächste Theilungsebene liegt horizontal (äquatorial) und es werden die Spitzen der acht Zellen dadurch als ein Kranz kleiner Zellen abgetrennt. Beim Abschluss dieser Theilung (Fig. 63 *C*) setzt sich das Ei aus sechzehn Zellen zusammen, welche in zwei Lagen über einander angeordnet sind. Das ganze Ei hat nun ungefähr die Form einer biconvexen Linse angenommen, in deren Axe immer noch die centrale Durchbohrung vorhanden ist. Am Ende des nächsten Stadiums finden sich achtundvierzig Zellen in vier Reihen angeordnet (Fig. 63 *D* und *E*), von denen die beiden äusseren je acht, die beiden inneren je sechzehn Zellen enthalten. Die letzteren beiden entstehen wahrscheinlich durch das gleichzeitige Auftreten zweier äquatorialer Furchen, welche die ursprünglichen Reihen in je zwei theilen, worauf sich die Zellen der beiden inneren der so gebildeten Reihen nochmals einfach in je zwei spalten. Am Ende dieses Stadiums werden die acht basalen Zellen

körnig (Fig. 63 *F*). Zu gleicher Zeit erweitert sich der centrale Theil der Furchungshöhle, während ihre terminalen Oeffnungen enger werden und schliesslich, bald nach Beendigung dieses Stadiums, ganz verschwinden. Auf diese Weise nimmt die axiale Durchbohrung den Charakter einer geschlossenen Furchungshöhle an, während das Ei gleichzeitig zur Blastosphaere wird.

Mit diesem Stadium findet die Furchung nahezu ihren Abschluss: im nächsten nehmen nur noch die Zellen an den Polen der Blastosphaere an Zahl zu und die Mehrzahl derselben wird säulenförmig und bewimpert (Fig. 64, *en*), während die körnigen Zellen sich un-

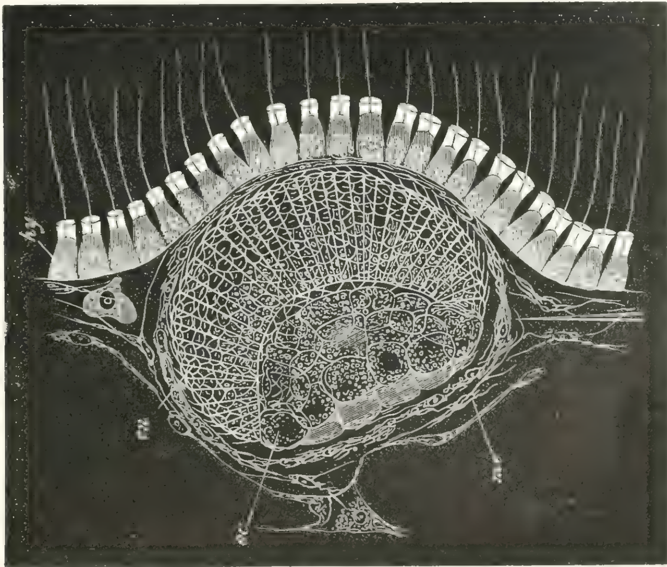


Fig. 64. Larve von *Sycandra raphanus* im Pseudogastrulastadium, noch in den mütterlichen Geweben liegend. (Copie nach F. E. Schulze.)

me. Mesoblast des mütterlichen Thieres; *hy*. die das Hypoblast desselben bildenden Kragenzellen; *en*. helle Zellen der Larve, die schliesslich eingestülpt werden, um das Hypoblast zu bilden; *ec*. körnige Zellen der Larve, aus denen das Epiblast hervorgeht, die aber auf diesem Stadium theilweise eingestülpt sind.

gefähr auf zweiunddreissig vermehren und (wenigstens theilweise) in die Furchungshöhle eingestülpt erscheinen, wodurch die letztere auf eine blosse Spalte reducirt wird. Dieses Stadium ist das letzte, welches der Embryo innerhalb der mütterlichen Gewebe durchmacht. Die allgemeine Lage des Embryos, so lange er noch daselbst verweilt, lässt sich aus Fig. 64 erkennen, welche den Embryo *in situ* darstellt. Derselbe sitzt immer dicht neben einem Radiärcanal. Von hier bahnt er sich seinen Weg in einen Canal hinein und wird dann in das umgebende Wasser hinausgeschwemmt. Um die Zeit, wo die Larve frei wird, haben die halb eingestülpten körnigen Zellen an Grösse zugenommen und sich wieder herausgestülpt, so dass sie nun viel weiter

vorragen als im eingekapselten Stadium. Dem in den Geweben des Mutterthieres durchlaufenen Gastrulastadium, wenn es überhaupt diesen Namen verdient, ist keine weitere Bedeutung beizulegen.

Wenn die Larve ins Freie gelangt ist, so besitzt sie die Gestalt eines Eies, das der Quere nach in zwei Partien zerfällt. Die eine derselben wird von den verlängerten hellen bewimperten Zellen gebildet, welche nahe ihrem innern Ende eine Pigmentanhäufung zeigen (*en*), die andere Partie von den bereits erwähnten zweiunddreissig körnigen Zellen (*ec*). Fünfzehn bis sechzehn derselben sind als besonderer Ring am Rande der hellen Zellen angeordnet. In der Mitte des Embryos befindet sich eine Furchungshöhle (*c. s.*), welche zwischen den körnigen und den hellen Zellen liegt, hauptsächlich aber von der gewölbten Innenfläche der letzteren umgrenzt wird. Dieses Stadium wird als das Amphiblastulastadium bezeichnet. Während der

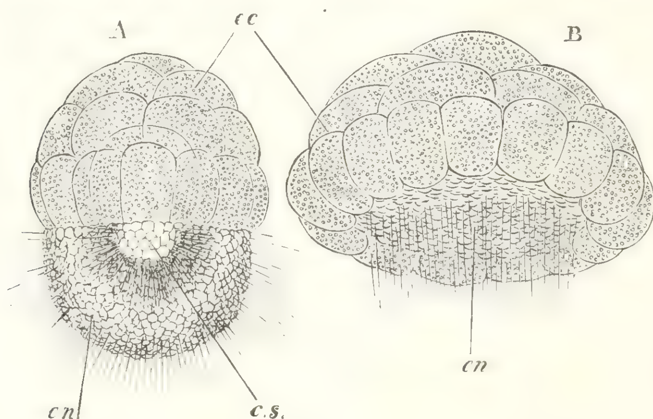


Fig. 65. Zwei freie Stadien in der Entwicklung von *Sycandra raphanus*. (Copie nach SCHULZE.)

A. Amphiblastulastadium.

B. Ein späteres Stadium, nachdem die Einstülpung der Wimperzellen begonnen hat.

cs. Furchungshöhle; *ec*. körnige Zellen, welche das Epiblast bilden sollen; *en*. Wimperzellen, welche sich einstülpen, um das Hypoblast zu bilden.

späteren Perioden dieses Stadiums tritt in den körnigen Zellen ein Hohlraum auf, welcher dieselben in zwei Schichten sondert. Nachdem nun die Larve einige Zeit frei herumgeschwärmt hat, greift eine bemerkenswerthe Reihe von Veränderungen Platz, welche zur Einstülpung der Hälfte derselben führt, die von den hellen Zellen gebildet wird, was nur das Vorspiel zur dauernden Festheftung der Larve darstellt. Der ganze Einstülpungsprocess läuft ungefähr in einer halben Stunde ab. Anfänglich plattet sich der ganze Embryo etwas ab, ganz besonders aber die bewimperte Hälfte, welche allmählich immer weniger vorragt (Fig. 65 *B*), und noch später erleiden ihre Zellen eine wirkliche Einstülpung. In Folge derselben verschwindet die Furchungs-

höhle und die Larve nimmt eine compresse, planconvexe Form an mit einer centralen Gastrulahöhlung und einem Blastoporus in der Mitte der abgeplatteten Fläche. Die beiden Schichten der Gastrula können nun schon als Epiblast und Hypoblast bezeichnet werden. Bald wird der Blastoporus immer enger, indem der äussere Ring körniger Zellen über ihm zuwächst. Sobald er sehr klein geworden ist, findet die Anheftung der Larve mit der abgeplatteten Fläche statt, wo der Blastoporus liegt. Es geschieht dies durch protoplasmatische Fortsätze des äusseren Ringes von Epiblastzellen, welche ebenso wie die übrigen ihrer Art nun amoeboid werden. Zu gleicher Zeit erscheinen sie heller und gestatten deshalb einen Blick ins Innere der Gastrula hinein. Zwischen den Epiblast- und den Hypoblastzellen, welche die Gastrulahöhlung auskleiden, tritt eine hyaline structurlose Schicht auf, welche dem Epiblast inniger anliegt als dem Hypoblast und wahrscheinlich auch vom ersteren abstammt. Eine Ansicht des Gastrulastadiums, nachdem die Larve sich festgesetzt hat, ist in Fig. 66 gegeben.

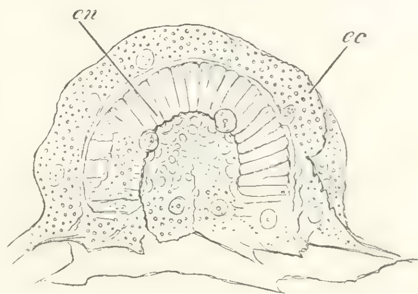


Fig. 66. Festsitzendes Gastrulastadium von *Sycandra raphanus*. (Copie nach SCHULZE.)
Die Abbildung zeigt die amoeboiden Epiblastzellen (*ec.*), welche von den körnigen Zellen des früheren Stadiums herrühren, und die säulenförmigen Hypoblastzellen, welche die Gastrulahöhlung auskleiden und von den Wimperzellen der früheren Periode abstammen. Die Larve sitzt vermöge der amoeboiden Zellen an der Seite fest, wo der Blastoporus liegt.

Nach METSCHNIKOFF's Beobachtungen (No. 134) scheint sich zwischen die beiden primären Schichten eine Anzahl von Mesoblastzellen einzuschieben, welche er von dem innern Theil der körnigen Zellmasse ableitet.

Nach der Einstülpung sind die Wimpern der Hypoblastzellen nicht mehr sichtbar und wahrscheinlich werden sie resorbirt; ihr Verschwinden fällt beinah mit der vollständigen Obliteration des Blastoporus zusammen, ein Vorgang, der kurz nach der Befestigung der Larve eintritt.

Nicht lange nach dem Verschluss des Blastoporus kommen in der Larve Kalkspicula als zarte, unverzweigte, an beiden Enden zugespitzte Stäbchen zum Vorschein. Sie scheinen sich auf den zwischen Epiblast und Hypoblast gelegenen Mesoblastzellen zu bilden [1]). Hat sich die Larve einmal festgesetzt, so wächst sie sehr rasch in die Länge und nimmt eine cylindrische Form an (Fig. 67 *A*). Die Seiten des Cylinders bedecken sich mit Kalkspiculis, welche über die

[1]) METSCHNIKOFF hat die ersten Mittheilungen über die Entwicklung dieser Spicula bei *Sycandra* gemacht, aber von Prof. SCHULZE erfuhr ich brieflich, dass er zu demselben Resultat gelangt ist.

Oberfläche vorragen, und neben den unverzweigten Formen treten nun solche mit drei und vier Strahlen wie auch solche mit stumpfen Enden und gesägten Kanten auf. Das der Anheftungsfläche gegenüberliegende Ende des Cylinders ist abgeflacht und, obwohl von einem Ring vierstrahliger Spicula umgeben, doch selbst frei davon. An diesem Ende entsteht nun eine kleine, in die Leibeshöhle führende Durchbohrung, welche rasch an Grösse zunimmt und ein Ausströmungsosculum darstellt (*os*). Ebenso bildet sich eine Reihe von Einströmungsöffnungen in den Seiten des Cylinders. Die relativen Zeiten des Auftretens des einzelnen Osculums und der kleineren Oeffnungen sind für verschiedene Larven keineswegs constant. Sobald die centrale Gastrulahöhlung des Schwammes mit dem äusseren Wasser communicirt, erhalten die sie auskleidenden Hypoblastzellen abermals Wimpern (Fig. 67 *B*, *en*) und entwickeln den eigenthümlichen, für die Hypoblastzellen der Schwämme charakteristischen Kragen (vergl. Fig. 64, *hy*). Wenn dieses Entwicklungsstadium erreicht ist, so haben wir einen vollkommen ausgebildeten Schwamm von dem Typus vor uns, den HAECKEL als *Olynthus* beschrieben hat.

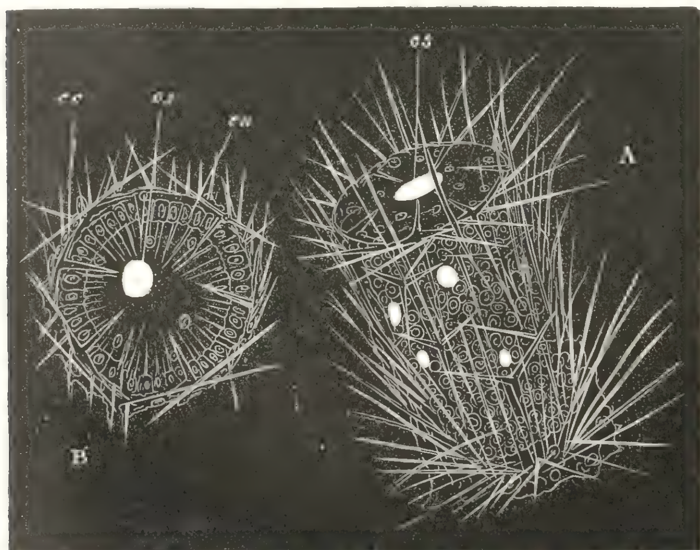


Fig. 67. Junges Individuum von *Sycandra raphanus* kurz nach der Entwicklung der Spicula. (Copie nach SCHULZE.)
A. Ansicht von der Seite.
B. Ansicht vom freien Ende.
os. Osculum; *ec*. Epiblast; *en*. Hypoblast, aus Wimperzellen bestehend. Das terminale Osculum und die seitlichen Poren sind als ovale weisse Lücken dargestellt.

Kommen junge Exemplare von *Sycandra* bald nach ihrer Anheftung mit einander in Berührung, so scheinen sie für einige Zeit

oder sogar dauernd mit einander zu verschmelzen. Im letzteren Falle werden durch ihre Vereinigung Colonien gebildet.

Von den übrigen Kalkschwämmen bietet *Ascandra contorta* (HAECKEL, No. 126, BARROIS, No. 122) das typische Amphiblastulastadium dar und dasselbe ist wahrscheinlich auch bei der Larve von *Ascandra Lieberkühnii* der Fall (KELLER, No. 128). Bei *Leucandra aspera* (KELLER, No. 128, METSCHNIKOFF, No. 134) durchläuft zwar die Larve auch ein Amphiblastulastadium, aber die Zellen der beiden Hälften der Larve unterscheiden sich bei weitem nicht so stark von einander wie bei *Sycandra*.

Obgleich die Mehrzahl der Kalkschwämme in ihrer Entwicklungsweise mit *Sycandra* übereinzustimmen scheint, so haben doch die gleichlautenden Ergebnisse von O. SCHMIDT (No. 138) und METSCHNIKOFF (No. 134) gezeigt, dass dies wenigstens für die Gattung *Ascetta (Ascetta primordialis, clathrus* und *blanca)* nicht gilt.

Die Larven dieser Formen sind ganz anders gebaut als diejenigen von *Sycandra*. Sie haben eine ovale Form und bestehen aus einer einzigen Reihe säulenförmiger Wimperzellen; nur ihre beiden Enden unterscheiden sich darin, dass die Zellen an dem einen Ende länger sind als am andern. Besonders an dem Pole, wo die kürzeren Zellen liegen (SCHMIDT), findet nun eine Metamorphose der Zellen statt. Eine nach der andern verliert ihre Wimpern, wird körnig und tritt ins Innere der Blase ein. Hier differenziren sie sich in zwei Arten (METSCHNIKOFF), in grössere und körnchenreichere und in kleinere Zellen mit hellerem Protoplasma. Zellen der ersteren Art finden sich hauptsächlich an dem einen Pol. Wird die Larve frei, so nehmen die Zellen im Innern der Blase an Zahl zu und füllen ihre centrale Höhlung beinahe aus. Nach kurzem Herumschwärmen setzt sich die Larve fest und die Epiblastzellen verlieren ihre Wimpern und flachen sich ab. In einer späteren Zeit nehmen die grossen körnigen Zellen eine radiäre Anordnung rings um eine centrale Höhlung an und kennzeichnen sich deutlich als Hypoblastzellen. Die kleineren Zellen kommen zwischen das Epiblast und das Hypoblast zu liegen und stellen das Mesoblast dar.

Myxospongiae. Aus dieser Gruppe ist *Halisarca* von CARTER (No. 123), BARROIS (No. 122), SCHULZE (No. 141) und METSCHNIKOFF (No. 134) untersucht worden. Die Eier entwickeln sich im Mesoblast, und wenn sie reif sind, so liegen sie in besonderen, von einer Schicht von Epithelzellen ausgekleideten Kammern. SCHULZE hat die Spermatozoen dieser Schwammgattung gefunden und gezeigt, dass die Geschlechter auf verschiedene Individuen vertheilt sein können, obgleich manche Species von *Halisarca* hermaphroditisch sind.

Die Furchung verläuft allgemein gesprochen regulär und es bildet sich früh eine Furchungshöhle, welche niemals wie bei den Kalkschwämmen an den Polen offen ist. Wenn die Larve ihre Brutstätte verlässt, so stellt sie eine ovale, aus einer einzigen Schicht säulenförmiger Wimperzellen bestehende Blase dar. Bei den Larven der meisten Species lassen sich geringe Verschiedenheiten zwischen beiden

Enden beobachten. Das eine derselben, das Hinterende, ist beim Schwimmen rückwärts gerichtet.

Die weiteren Schicksale der Larve wurden von METSCHNIKOFF erforscht. Er fand, dass sich das Innere der Blase allmählich mit Mesoblastzellen von besonderem Typus erfüllt, die er Rosettenzellen nennt und die wahrscheinlich von den Wandungen der Blase abstammen.

Wenn die Metamorphose beginnt, so nimmt die Larve eine abgeplattete Form an und Zellen eines neuen Typus, nämlich normale amoeboide Zellen, wachsen zwischen die Rosettenzellen hinein. Die neuen Zellen rühren gleichfalls vom Epiblast her. Die Larven scheinen sich mit ihrem Hinterende festzusetzen. Allmählich verschwinden die Wimpern, die Epiblastzellen flachen sich ab und bilden eine Art von Cuticula. Eine Zeit lang bleibt die Larve in diesem zweischichtigen Zustand, später aber bilden sich Canäle (?, Wimperkammern) aus, die von Hypoblastzellen umgrenzt werden. Sie erscheinen als rings geschlossene Räume mit Wandungen von Wimperzellen, die von den amoeboiden Zellen abstammen, und die verschiedenen Theile des Kammersystems bilden sich unabhängig von einander aus. Bei *H. pontica* entstehen die Wimperkammern sogar schon vor der Festsetzung der Larve. Die Entwicklung wurde jedoch nicht bis zur Bildung der Poren verfolgt, welche das Canalsystem mit der Aussenwelt in Communication bringen.

Der junge Schwamm ist in einem etwas späteren Stadium von SCHULZE und BARROIS studirt worden. Derselbe besteht aus einer äusseren Schicht abgeplatteter Zellen, die jedoch nicht wie beim ausgewachsenen Thiere deutlich bewimpert sind, und einem davon eingeschlossenen normalen mesoblastischen Gewebe mit zahlreichen von Geisselzellen ausgekleideten kugligen Kammern, die genau den Geisselkammern des ausgebildeten Schwammes gleich sind. Unregelmässige Einstülpungen des Epiblasts verleihen dem jungen Schwamm ein honigwabenartiges Aussehen. Im jüngsten Zustande des Schwammes sind die Wimperkammern geschlossen, aber in nur wenig älteren Exemplaren treten sie in Communication mit den von Epiblast ausgekleideten Gängen und so indirect mit dem äusseren Medium.

Ceratospongiae. Unter den eigentlichen Hornschwämmen sind die Embryonen von zwei Formen der Aplysinidae und von *Spongelia* und *Euspongia* durch BARROIS und SCHULZE einigermaassen bekannt geworden. Die von BARROIS untersuchte Form wird von ihm *Verongia rosea* genannt. Die Furchung verläuft beinah regulär, allein die Segmente lassen sich nach ihrem Bau schon von Anfang an in zwei Kategorien trennen. Am Ende der Furchung ist der Embryo oval und von einer einzigen Schicht säulenförmiger Geisselzellen bedeckt; diese Zellen zerfallen aber gleichfalls in zwei Abtheilungen, entsprechend den während der Furchung beobachteten. Eine gewisse Anzahl derselben ist nämlich roth gefärbt und bildet eine abgegrenzte kreisrunde Masse an dem einen Pol, während die übrigen, welche die Hauptmasse des Embryos ausmachen,

eine blassgelbe Färbung zeigen. Diejenigen am rothen Pol verlieren ihre Wimpern bei der freien Larve, aber rings um das von ihnen eingenommene Feld entsteht ein besonderer Ring langer Geisseln. Die wesentlichste Eigenthümlichkeit des Embryos (auf welche SCHULZE aufmerksam gemacht hat) besteht darin, dass die Zellschicht, welche den Embryo bedeckt, nicht wie bei andern Schwammembryonen einfach einen Raum umschliesst, sondern dass das Innere des Embryos von einer Masse sternförmiger Zellen gebildet wird, die dem normalen Mesoblast ausgewachsener Schwämme gleichen.

Diese Erscheinung ist auch für die Embryonen von *Spongelia* und *Euspongia* charakteristisch.

Der Embryo der *Gummineae (Gummina mimosa)* ist von BARROIS untersucht worden (No. 122), welcher zeigte, dass er die grösste Aehnlichkeit mit der typischen Larve der Kalkschwämme besitzt, indem die eine Hälfte von verlängerten Wimperzellen und die andere von gerundeten körnigen Zellen gebildet wird.

Silicispongiae. Die Entwicklung der marinen Kieselschwämme ist nur erst sehr wenig erforscht. Es sind die Larven verschiedener Formen — *Reniera (Isodictya), Esperia (Desmacidon), Raspailia, Halichondria, Tethya* — beschrieben worden. BARROIS zeigte, dass das Ei sich regelmässig furcht und dass in den ersten Stadien eine Furchungshöhle vorhanden ist. In den späteren Stadien scheint der Embryo solid zu werden. Aussen befindet sich eine Schicht von Wimperzellen, innen dagegen eine Masse körniger Materie, in welcher keine Zellgrenzen zu erkennen sind. Die körnige Materie ragt an dem einen Pole vor und bildet einen Vorsprung, der vielleicht den körnigen Zellen von *Sycandra* entspricht. Bei einigen Formen, z. B. *Reniera*, kann der Rand der unbewimperten körnigen Vorragung von einer Reihe langer Wimpern umgeben sein. In späteren Stadien kann die körnige Materie an beiden Polen oder sogar an mehreren Stellen vorragen. Ein eigenthümlicher Zug in der Entwicklung der Silicispongiae ist das Auftreten von Spiculis zwischen den bewimperten Zellen und der centralen Masse, während die Larve noch frei herumschwimmt.

Prof. SCHULZE theilte mir mit, dass diese Spicula in Mesoblastzellen entstehen, während die Hornfasern der Schwämme als Cuticularbildungen besonderer Mesoblastzellen (der Spongioblasten) entwickelt werden.

Die Festsetzung und darauffolgende Metamorphose der Larve sind so verschiedenartig beschrieben worden, dass sich noch keine befriedigende Darstellung derselben geben lässt. Die meisten Berichte lauten zu Gunsten der Ansicht, dass die Festheftung mit dem hintern Ende stattfinde, wo die körnige Materie vorragt.

CARTER besonders gibt eine sehr genaue, von Figuren begleitete Darstellung von der Anheftung der Larve auf diese Weise. Er bildet auch das Erscheinen eines Osculums am entgegengesetzten Pole ab [1]).

[1]) KELLER (No. 129) hat vor kurzem einen Bericht über die Entwicklung von *Halichondria* (*Chalinula*) *fertilis* veröffentlicht. Er findet, dass die Furchung unregelmässig verläuft, worauf eine theilweise epibolische Invagination erfolgt, indem die innere Zellmasse an dem einen Pol unbedeckt bleibt und hier eine Vorragung

Eine sehr ausführliche Darstellung der Entwicklung von *Spongilla* hat Ganin in russischer Sprache veröffentlicht, wovon auch ein deutscher Auszug erschienen ist (No. 124).

Das Ei erfährt eine reguläre Furchung und wird zu einer soliden ovalen Morula. Schon frühe differenzirt sich ein Epiblast von kleinen äusseren Zellen und innerhalb der inneren Zellen entsteht bald darauf ein Archenteron. Sodann theilen sich die inneren Zellen in eine das Archenteron auskleidende Hypoblast- und eine Mesoblastschicht, welche zwischen dieser und dem jetzt mit Wimpern bedeckten Epiblast liegt. An dem schmalen Hinterende des Embryos verdickt sich das Mesoblast und verstopft das Archenteron zum grössten Theil. In diesem Abschnitt des Mesoblasts werden die Kieselspicula gebildet. Die Larve setzt sich mit ihrem Hinterende fest und flacht sich dabei zur Scheibenform ab. Von der nahezu obliterirten archenterischen Höhlung gehen Auswüchse aus, welche die Wimperkammern entstehen lassen. Diese treten nicht unmittelbar mit der Aussenwelt in Verbindung, sondern öffnen sich, wenn ich Ganin recht verstehe, in einen Raum im Mesoblast, welcher erst nachträglich eine Communication nach aussen erlangt, das primitive Osculum. Die späteren Poren und Oscula bilden sich gleichfalls als Oeffnungen, welche in die Mesoblasthöhle führen, die ihrerseits erst mit den Wimperkammern communicirt.

Es scheint, dass bei dem gegenwärtigen mangelhaften Zustand unserer Kenntnisse die Larven der Porifera sich in zwei Gruppen scheiden lassen, nämlich 1) in solche, welche die Form einer Blastosphaere oder dann einer soliden Morula, und 2) in solche, welche die Form einer Amphiblastula besitzen.

Bei dem ersteren Typus entstehen das Meso- und Hypoblast entweder aus Zellen, welche von den äusseren Zellen der Blastosphaere hervorsprossen, oder aus der soliden inneren Zellmasse, während die äusseren bewimperten Zellen zum Epiblast werden. Dieser Larventypus, der bei der Mehrzahl der Schwämme vorkommt, ist in seinen allgemeinen Merkmalen und seiner Entwicklung der Planula vieler Coelenteraten sehr ähnlich.

Der zweite Larventypus ist sehr eigenthümlich, und obgleich er in seiner ausgeprägtesten Form auf die Kalkschwämme beschränkt erscheint, wo er das gewöhnliche Vorkommen bildet, so lässt sich doch ein Larventypus mit denselben Charakteren vielleicht auch bei anderen Schwämmen erkennen, z. B. bei den *Gummineae* und bei den Kieselschwämmen, wo die eine Hälfte des Embryos der Wimpern entbehrt, obgleich bei der letzteren Classe die Zellen des bewimperten

bildet, welche dem körnigen Vorsprung bei den Larven anderer Silicispongiae entspricht. Die frei schwimmende Larve gleicht derjenigen anderer Kieselschwämme im Besitz von Spiculis etc., und nachdem sie sich seitlich abgeflacht hat, setzt sie sich mit einer der abgeplatteten Seiten fest. Im Innern bildet sich eine centrale Höhlung mit in dieselbe sich öffnenden Geisselkammern, und erst später kommt sie mit der Aussenwelt in Verbindung durch die Bildung einer Oeffnung, welche das Osculum darstellt.

Theiles des Embryos den körnigen Zellen an der Larve von *Sycandra* entsprechen.

Die späteren Entwicklungsstadien der Schwammlarven aber haben keine Aehnlichkeit mit irgend einer Erscheinung, die uns von andern Gruppen her bekannt ist.

Es ist vielleicht denkbar, die Schwämme als degenerirte Abkömmlinge irgend eines Typus der Actinozoen, z. B. von *Alcyonium* aufzufassen, welche verzweigte Ausläufer des Gastralraumes ausgebildet haben; allein die bisher vorliegenden Thatsachen scheinen mir für eine solche Annahme noch nicht zu genügen. Ich ziehe es daher vor, sie als einen unabhängigen Stamm der Metazoen zu betrachten.

Bei dieser Auffassung bietet die Amphiblastulalarve einige Punkte von grossem Interesse dar. Hat diese Larve vielleicht die Charaktere eines Vorfahrentypus der Spongien bewahrt, und wenn ja, was hat ihre Form zu bedeuten? Es ist natürlich wohl möglich, dass ihr eine solche Bedeutung gar nicht zukommt, dass sie erst durch secundäre Anpassungen entstanden ist; allein angenommen, dies sei nicht der Fall, so scheint es mir, dass sich die Merkmale der Larve ganz wohl erklären lassen, wenn wir dieselbe als eine Uebergangsform zwischen Protozoen und Metazoen auffassen. Nach dieser Ansicht wäre die Larve als eine Colonie von Protozoen anzusehen, deren Individuen sich zur einen Hälfte in ernährende, zur andern in locomotorische und respiratorische Formen differenzirt haben. Die körnigen amoeboiden Zellen repräsentiren die ersteren, die bewimperten Zellen die letzteren Formen. Dass der Uebergang von den Protozoen zu den Metazoen durch eine solche Differenzirung bewirkt worden sei, ist nach apriorischen Gründen gar nicht unwahrscheinlich.

Während nun diese Ansicht für die freischwimmenden Stadien der Schwammlarve durchaus befriedigend erscheint, erwächst ihr in der darauffolgenden Entwicklung eine Schwierigkeit, die ihr auf den ersten Blick verderblich zu werden scheint. Dieselbe besteht in der Einstülpung der bewimperten statt der körnigen Zellen. Wenn die körnigen Zellen die ernährenden Individuen der Colonie repräsentiren, so sollte man nach den allgemein angenommenen Ansichten über die Morphologie der Schwämme sicherlich erwarten, dass sie und nicht die bewimperten Zellen die Auskleidung der Gastralhöhle lieferten. Die Vermuthung, welche ich zur Erklärung dieses Widerspruchs hier aufzustellen mir erlaube, führt allerdings zu einer vollständig neuen Anschauung über die Natur und Function der Keimblätter der ausgewachsenen Schwämme.

Dieselbe lässt sich folgendermaassen ausdrücken: — Als sich der freischwimmende Vorfahre der Spongidae festsetzte, müssen seine Wimperzellen, mittels deren bisher seine Bewegungen ausgeführt wurden, grösstentheils functionslos geworden sein. Zu gleicher Zeit erschien es für die amoeboiden ernährenden Zellen nothwendig, der Aussenwelt eine so grosse Fläche als immer möglich darzubieten. Die Berücksichtigung dieser beiden Umstände mag uns nun vielleicht eine genügende Erklärung für die Invagination der Wimperzellen und die Ausbreitung der amoeboiden

Zellen über dieselben abgeben. Obgleich die Respiration ohne Zweifel hauptsächlich durch die Wimperzellen besorgt wird, so war sie doch höchst wahrscheinlich nicht ausschliesslich auf diese beschränkt; durch die Bildung eines Osculums und der Poren wurden sie aber in stand gesetzt, diese Function auch fernerhin auszuführen. Die Kragenzellen, welche die Wimperkammern oder in manchen Fällen die Radialtuben auskleiden, stammen unzweifelhaft von den eingestülpten Zellen ab; wenn also die oben ausgesprochene Vermuthung überhaupt richtig ist, so müssen die Kragenzellen im ausgewachsenen Schwamme vorzugsweise respiratorisch und nicht verdauend thätig sein, während die Epiblastzellen, welche in den meisten Fällen den grössten Theil der seine Masse durchziehenden Gänge auskleiden [1]), bei der Aufnahme der Nahrung Verwendung finden müssen. Die neuesten hierauf bezüglichen Untersuchungen von Metschnikoff (No. 134) zeigen nun in der That, dass die Nahrung wesentlich in die Mesoblastzellen eindringt, die bei *Sycandra* von den körnigen Zellen abzustammen scheinen, und zwar indem sie durch diejenigen Zellen aufgenommen wird, welche die Gänge auskleiden, obschon nicht zugleich durch die oberflächlichen Epiblastzellen. Ob auch die Kragenzellen im allgemeinen Nahrung aufnehmen, ist aus seinen Aeusserungen nicht klar zu ersehen, allein er fand, dass dies jedenfalls bei den Kieselschwämmen nicht der Fall ist.

Prof. Schulze theilte mir brieflich mit, er habe gefunden, dass die Kragenzellen respiratorische Function besässen, während die von den körnigen Zellen bei *Sycandra* abstammenden Zellen ernährender Natur seien. Carter [2]) dagegen überzeugte sich durch Beobachtungen an *Spongilla* bestimmt davon, dass die Nahrung durch die Zellen aufgenommen wird, welche die Wimperkammern auskleiden.

Wenn es sich schliesslich durch fernere Experimente über die Ernährung der Schwämme herausstellen sollte, dass die Verdauung hauptsächlich von den die Gänge auskleidenden gewöhnlichen Zellen und den eigentlichen Mesoblastzellen und nicht zum grössten Theil von den Wimperzellen ausgeführt wird, so ist klar, dass dann das Epiblast, Mesoblast und Hypoblast der Schwämme nicht den ebenso benannten Schichten der Coelenteraten und der übrigen Metazoen entsprechen können. Das eingestülpte Hypoblast stellt dann die respiratorische, das Epiblast und Mesoblast die verdauende und die sensorische Schicht dar, indem die sensorische Thätigkeit hauptsächlich in dem Epithel an der äusseren Oberfläche, die verdauende in dem die Gänge auskleidenden Epithel und

[1]) Dass der grösste Theil der flachen Zellen, welche die Gänge der meisten Schwämme auskleiden, wirklich von den epiblastischen Einstülpungen herstammt, scheint mir durch Schulze's und Barrois' Beobachtungen an den jungen fixirten Stadien von *Halisarca* bewiesen worden zu sein. Jedoch haben die Untersuchungen von Schulze (No. 140) gezeigt, dass die flachen Zellen, welche die Wände des axialen Gastralraumes von *Sycandra* bedecken, hypoblastischen Ursprungs sind, und zu demselben Resultat haben auch die Beobachtungen von Keller (No. 129) und Ganin (No. 124) hinsichtlich des einen Theil der Gänge der Kieselschwämme auskleidenden flachen Epithels geführt.

[2]) „On the Nutritive and Reproductive Processes of Sponges." *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, Vol. IV, Ser. V. 1879.

im Mesoblast localisirt ist. Solch ein fundamentaler Unterschied zwischen den Schwämmen und den übrigen Metazoen hinsichtlich der primären Functionen der Keimblätter würde natürlich die Aufstellung einer besonderen Abtheilung der Metazoen, welche die erstere Gruppe zu umfassen hätte, mit Nothwendigkeit bedingen.

LITERATUR.

122) C. Barrois. „Embryologie de quelques éponges de la Manche." *Annales des Sc. Nat. Zool.*, VI. ser., Vol. III. 1876.

123) Carter. „Development of the Marine Sponges." *Annals and Mag. of Nat. Hist.*, 4th ser., Vol. XIV. 1874.

124) Ganin[1]. „Zur Entwicklung der Spongilla fluviatilis." *Zoolog. Anzeiger*, Vol. I, No. 9. 1878.

125) Robert Grant. „Observations and Experiments on the Structure and Functions of the Sponge." *Edinburgh Phil. J.*, Vol. XIII. u. XIV. 1825, 1826.

126) E. Haeckel. *Die Kalkschwämme.* 1872.

127) E. Haeckel. *Studien zur Gastraeatheorie.* Jena, 1877.

128) C. Keller. *Untersuchungen über Anatomie u. Entwicklungsgeschichte einiger Spongien.* Basel, 1876.

129) C. Keller. „Studien über Organisation u. Entwicklung d. Chalineen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXIII. 1879.

130) Lieberkühn. „Beitr. z. Entwickl. d. Spongillen." *Müller's Archiv*, 1856.

131) Lieberkühn. „Neue Beitr. z. Anatomie d. Spongien." *Müller's Archiv*, 1859.

132) El. Metschnikoff. „Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIV. 1874.

133) El. Metschnikoff. „Beiträge z. Morphologie der Spongien." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVII. 1876.

134) El. Metschnikoff. „Spongiologische Studien." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXII. 1879.

135) Miklucho Maclay. „Beiträge zur Kenntniss der Spongien." *Jenaische Zeitschr.*, Bd. IV. 1868.

136) O. Schmidt. „Zur Orientirung über die Entwicklung der Schwämme." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXV. 1875.

137) O. Schmidt. „Nochmals die Gastrula der Kalkschwämme." *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. XII. 1876.

138) O. Schmidt. „Das Larvenstadium von *Ascetta primordialis* u. *Ascetta clathrus.*" *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. XIV. 1877.

139) F. E. Schulze. „Ueber den Bau u. die Entwicklung von Sycandra raphanus." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXV. 1875.

140) F. E. Schulze. „Zur Entwicklungsgesch. v. Sycandra. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVII. 1876.

141) F. E. Schulze. „Untersuchungen über den Bau etc. Die Gattung Halisarca." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVIII. 1877.

142) F. E. Schulze. „Untersuchungen über den Bau etc. Die Metamorphose von Sycandra raphanus." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXI. 1878.

143) F. E. Schulze. „Untersuchungen über den Bau etc. Die Familie Aplysinidae." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXX. 1878.

144) F. E. Schulze. „Untersuchungen über den Bau etc. Die Gattung Spongelia." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXII. 1879.

[1]) Von demselben Verfasser existirt eine russische Arbeit, welche eine ausführliche, von schönen Abbildungen begleitete Darstellung seiner Beobachtungen enthält.

VI. CAPITEL.

COELENTERATA [1]).

Hydroidea. Der am meisten typische Entwicklungsmodus der Hydroiden ist derjenige, in welchem die Furchung unmittelbar zur Bildung einer freien bewimperten zweischichtigen Larve führt, die seit DALYELL's Untersuchungen unter dem Namen der Planula bekannt ist. Die Planula ist beinah für alle Hydromedusen mit festsitzenden Hydrosomen einschliesslich der Hydrocoralla (*Stylasteridae* und *Millepora*) charakteristisch, wovon die Gattung *Tubularia* nebst einem oder zwei andern Genera und die *Hydra* des süssen Wassers die wichtigsten Ausnahmen bilden.

Bei einer typischen Sertularide verläuft die Furchung annähernd regulär [2]) und endigt nach den gewöhnlichen Darstellungen mit der Bildung einer soliden kugligen Zellmasse. Nun tritt ein Delaminationsvorgang ein, welcher zur Bildung einer oberflächlichen Schicht würfelförmiger oder pyramidaler Zellen führt, die eine centrale solide Masse von mehr oder weniger unregelmässig angeordneten Zellen einschliessen.

In den Fällen, wo der Embryo bis dahin in der Sporocyste verborgen lag, beginnt dieser nun schwache Formveränderungen zu zeigen und sich am einen Ende zu verlängern. Bald darauf wird er frei und nimmt eine langgestreckte cylindrische Gestalt an, während

[1]) I. *Hydrozoa.*
- 1. Hydromedusae. { *Hydroidea.* / *Trachymedusae.*
- 2. Siphonophora. { *Calycophoridae.* / *Physophoridae.*
- 3. Acraspeda.

II. *Actinozoa.*
- 1. Alcyonaria. (Octocoralla.)
- 2. Zoantharia. (Hexacoralla.)

III. *Ctenophora.*

[2]) Wegen einer eingehenden Beschreibung der Entwicklung einer einzelnen Species verweise ich den Leser auf ALLMAN's Schilderung von *Laomedea flexuosa* (No. 149), p. 85 ff.

ein Wimperüberzug, mittels dessen er sich träge umherbewegt, auf seiner Aussenfläche erscheint. Im Innern bemerkt man eine centrale Höhlung, um welche sich die inneren Zellen zu einem definitiven Hypoblast anordnen. Die Larve ist nun zur Planula geworden und besteht aus einem geschlossenen Sack mit doppelter Wandung. Sie fährt noch einige Tage fort, herumzuschwärmen, wirft aber schliesslich ihre Wimpern ab und verbreitert sich an dem einen Ende, mit welchem sie sich dann festsetzt. Die Anheftungsfläche dehnt sich allmählich immer mehr aus, bis sie die Form einer flachen Scheibe erlangt hat, die sich peripherisch vergrössert und häufig durch Einreissen in ausstrahlende Lappen zertheilt wird. Das frei gebliebene Ende verdickt sich, um den späteren Calyx zu bilden.

Nun scheidet sich auf der ganzen Aussenfläche ein zartes Häutchen aus — das künftige Perisark. Am Rande der vorderen Verdickung kommt eine Reihe Tentakel zum Vorschein. Diese liegen bei den Embryonen der Tubulariden etwas unterhalb der Spitze des Körpers. Nach einiger Zeit reisst das Perisark, welches bis dahin ganz continuirlich war, in der Gegend des Calyx ein und die Tentakel werden völlig frei. Ungefähr in derselben Periode entsteht am oralen Pol eine Mundöffnung.

Die Entwicklung von *Eucope polystyla* (Fig. 68), einer Campanularide, weicht nach KOWALEVSKY (No. 147) in ziemlich wichtigen

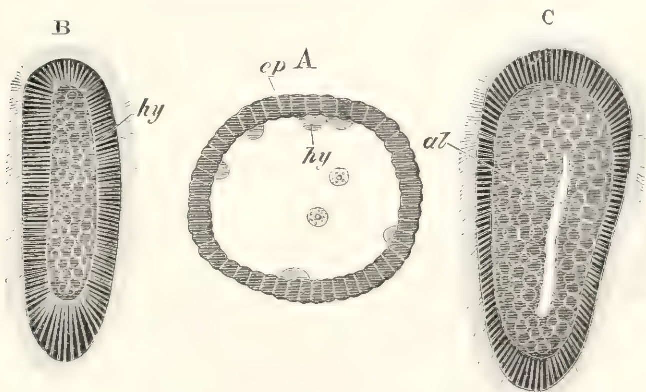


Fig. 68. Drei Larvenstadien von *Eucope polystyla*. (Nach KOWALEVSKY.)
A. Blastosphaerastadium mit Hypoblastkugeln, welche in die centrale Höhlung hineinsprossen.
B. Planulastadium mit solidem Hypoblast.
C. Planulastadium mit einer Gastralhöhle.
ep. Epiblast; *hy.* Hypoblast; *al.* Gastralhöhle.

Punkten vom gewöhnlichen Typus ab. Die ganze Entwicklung nimmt erst nach Ablage des Eies ihren Anfang. Das Ergebniss der Furchung ist eine einschichtige Blastosphaere mit einer grossen centralen Höhle (Fig. 68 *A*). Diese Höhle erfüllt sich nun ungefähr ähnlich wie bei *Ascetta* mit einem von den Wandungen der Blastosphaere stammen-

den, nicht unzweifelhaft (?) zelligen Material, das als Hypoblast angesehen werden muss (Fig. 68 *B*). Die Larve verlängert sich und erhält einen Wimperüberzug, das Epiblast wird an beiden Enden verdickt und soll sich nach KOWALEVSKY auch in zwei Schichten spalten. Nun kommt die Magenhöhle als schmaler Schlitz in der Mitte des Hypoblasts zum Vorschein (Fig. 68 *C*). Nach einiger Zeit verschwinden die Cilien und die Larve setzt sich mit dem einen Ende fest. Sie flacht sich zur Scheibenform ab, theilt sich in vier Lappen und wird von einem Häutchen (Perisark) überzogen. Aus der Scheibe wächst der Stamm hervor, der sich am freien Ende zum Calyx erweitert.

Bei den beiden Gruppen (*Tubularia* und *Hydra*), welche durch den Mangel eines bewimperten Planulastadiums als Ausnahmen erscheinen, kann man dieses Verhalten vielleicht als eine Abkürzung der Entwicklung auffassen, und in der That lässt sich ein zweischichtiges Ruhestadium, das der Embryo durchläuft, als die das Planulastadium repräsentirende Periode betrachten.

Die Entwicklung von *Tubularia*, welche von CIAMICIAN ausführlich beschrieben worden ist, geht bereits innerhalb des Gonophors von statten[1]). Die Furchung ist unregelmässig und führt zur Bildung einer epibolischen Gastrula, in welcher vier grosse centrale Zellen das Hypoblast darstellen [2]). Die Larve verlängert sich nun und wächst seitlich in zwei Fortsätze aus, welche das erste Tentakelpaar bilden. Auf diesem Stadium gleicht sie ausserordentlich den Larven vieler Medusen. Bald entstehen noch weitere Tentakel und im Hypoblast kommt eine centrale Höhlung zum Vorschein, nachdem die Zellen des ersteren inzwischen zahlreicher geworden sind (Fig. 69). Die Tentakel biegen sich aber nach dem aboralen Pole hin, welcher bedeutend stärker vorragt als der orale. Sie besitzen eine hypoblastische Axe. Das aborale Ende wächst immer weiter aus und die Tentakel erlangen allmählich eine horizontale Richtung. Nun tritt eine Einschnürung auf, welche die Larve in einen aboralen Abschnitt, der schliesslich zum Stiel wird, und einen oralen Abschnitt trennt. An der Spitze des letzteren wird eine Reihe kurzer Tentakel — die künftigen Mundtentakel — sichtbar. Auf diesem Stadium besitzt die Larve die als Actinula bezeichnete Form. In die-

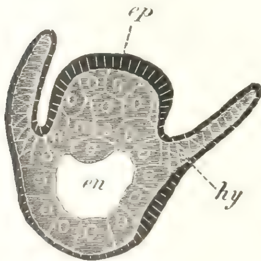


Fig. 69. Langsschnitt durch eine Larve von *Tubularia mesembryanthemum*, die noch im Gonophor verweilt. Das orale Ende sieht nach unten.
ep. Epiblast; *hy.* Hypoblast des Tentakels; *en.* Magenraum.

[1]) Siehe CIAMICIAN, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXII, 1879.

[2]) Mir selbst ist es allerdings nicht gelungen, als ich die Furchung mit Hilfe von Querschnitten untersuchte, eine epibolische Gastrula oder überhaupt eine solche Unregelmässigkeit aufzufinden, wie sie CIAMICIAN beschrieben hat. Ebenso theilt mir Prof. KLEINENBERG mit, dass er gleichfalls erfolglos danach gesucht habe.

sem Zustande schlüpft sie aus, um sich bald darauf mit dem aboralen Ende festzusetzen und zu einer Colonie auszuwachsen.

Die Entwicklung von *Myriothela* (Allman, No. 150) geht nach dem Typus von *Tubularia* vor sich. Das von einer zarten Kapsel umhüllte Ei gelangt durch Zerreissung des Gonophors ins Freie, wird dann aber von den merkwürdigen, diese Gattung auszeichnenden Greifarmen aufgenommen. In diesen wird es befruchtet und macht es seine weitere Entwicklung durch. Nach Ablauf der Furchung entsteht eine Gastralhöhle und provisorische Tentakel treten in Form einer Reihe kegelförmiger Einstülpungen auf, welche sich später ausstülpen. Die dauernden Tentakel bilden sich als konische Papillen auf einem abgestumpften Mundfortsatz. Nach dem Ausschlüpfen führt die Larve mehrere Tage eine freie Existenz, um sich dann festzusetzen und ihre provisorischen Tentakel zu verlieren.

Obgleich *Hydra* selbst den einfachsten Typus unter den Hydrozoen darstellt, so verhält sich doch ihre Entwicklung, welche durch Kleinenberg (No. 161) vollständig erforscht worden ist, in mehreren Hinsichten etwas abweichend. Die Furchung ist regulär, aber es bildet sich keine Furchungshöhle. Die peripherische Zellschicht wandelt sich mit der Zeit in eine chitinöse Membran um, welche vielleicht dem Perisark der marinen Formen homolog ist. Zwischen dieser Membran und dem Keim kommt ein zweites Häutchen zum Vorschein. Die eben erwähnten Veränderungen erfordern zu ihrer Vollendung ungefähr vier Tage; nun aber tritt eine Periode relativer Ruhe ein, welche 6—8 Wochen andauert. Während dieser Zeit vollzieht sich die übrige Entwicklung. Die Zellen des Keimes verschmelzen zunächst mit einander. Im Innern des Protoplasmas entsteht dann ein heller excentrischer Raum, der sich allmählich vergrössert und den Anfang der Magenhöhle darstellt. In der Zwischenzeit ist die äussere Schale weniger fest geworden; schliesslich platzt sie und wird in Folge der Ausdehnung des darin steckenden Embryos abgeworfen.

Die äusserste Protoplasmaschicht wird im Vergleich zur Innenmasse hell und durchscheinend und so entsteht die erste Andeutung einer Theilung der Wandung des archenterischen Hohlraumes in zwei Zonen oder Schichten. Diese Schichten, welche das Epiblast und Hypoblast vorstellen, bilden sich definitiv aus mit dem Erscheinen von Zellen mit contractilen Ausläufern[1]) in der hellen Aussenzone, zwischen denen nachher die interstitiellen Epiblastzellen entstehen.

Der Embryo, der immer noch einen geschlossenen doppelwandigen Sack darstellt, verlängert sich nun und an einem Pole wird seine Wandung sehr dünn. An dieser Stelle tritt ein Riss auf, wodurch der Mund entsteht. Gleichzeitig mit dem Munde kommen die Tentakel als hohle Fortsätze zum Vorschein, und zwar sollen nach Mereschkowsky zuerst zwei und dann die übrigen paarweise nach einander gebildet werden. Sehr bald nachher zerfällt auch das bis dahin gleichartige Hypoblast in einzelne Zellen. Inzwischen wurde das dünne innere Häutchen, das nach

[1]) Diese Zellen sind die sogenannten Neuromuskelzellen. Ihre Natur wird im zweiten Theile dieses Werkes besprochen werden.

Zerreissung der äusseren Membran bestanden hatte, wieder resorbirt. Mit diesen Veränderungen hat der Embryo so ziemlich die Charaktere des fertigen Thieres erlangt.

Trachymedusae. Unter den Trachymedusen, welche sich, wie jetzt mit Bestimmtheit ermittelt ist, direct, ohne Generationswechsel entwickeln, ist die Embryologie von sowohl den Geryoniden als den Aeginiden angehörigen Arten studirt worden.

Bei allen bisher untersuchten Formen entsteht das Hypoblast durch Delamination und es findet sich ein mehr oder weniger deutlich ausgeprägtes Planulastadium.

Die Entwicklung von *Geryonia (Carmarina) hastata* wurde von Fol (No. 155) und Metschnikoff (No. 163) erforscht[1]). Das Ei wird bei seiner Ablage von einer zarten Dotterhaut und einer Schleimmasse umhüllt. Sein Protoplasma besteht aus einer äusseren körnigen und dichten Schicht und einer centralen Masse von mehr schwammiger Beschaffenheit. Die Furchung ist vollständig und regulär und bis zu dem Stadium, wo zweiunddreissig Segmente gebildet sind, besteht jedes einzelne Segment aus beiden Bestandtheilen des Eiprotoplasmas. Eine Furchungshöhle tritt auf, wenn sechzehn Segmente vorhanden sind, und in dem Stadium mit zweiunddreissig wird sie noch etwas grösser. Nun beginnt der Process der Delamination. Jedes der zweiunddreissig Segmente theilt sich, wie in der nebenstehenden Abbildung (Fig. 70) dargestellt ist, in zwei ungleiche Hälften. Die kleinere besteht beinah ausschliesslich aus körnigem Material, die grössere enthält Theile von beiden Protoplasmaarten. Die nächste Furchung ist ganz auf die zweiunddreissig grossen Zellen beschränkt und in jeder derselben geht die Trennungsebene zwischen dem körnigen und dem durchsichtigen Protoplasma hindurch. Die so entstandenen vierundsechzig linsenförmigen Massen körnigen Protoplasmas stellen eine äussere, rings geschlossene epiblastische Blase dar, innerhalb deren die zweiunddreissig Massen durchsichtigen Protoplasmas eine hypoblastische Schicht bilden. Die Figur 71 stellt den Embryo auf dieser Stufe im optischen Querschnitt dar.

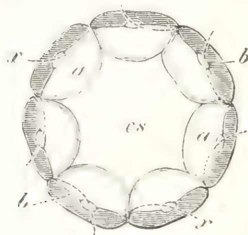


Fig. 70. Durchschnittsbild des Eies von *Geryonia*, um die Delamination zu zeigen. (Copie nach Fol.)
cs. Furchungshöhle; *a.* Endoplasma; *b.* Ektoplasma. Die punktirten Linien deuten die Richtung der nächsten Theilungsebenen an.

Die Epiblastblase wächst nun sehr rasch, während die Hypoblastblase beinah passiv bleibt und etwas linsenförmig wird. Nur an einer Stelle tritt ihre Wandung in innige Berührung mit dem Epiblast. Im übrigen entwickelt sich zwischen den beiden Blasen ein weiter Raum, der mit Gallertgewebe angefüllt wird. In dieser Periode treten auf der Oberfläche Wimpern auf und der Embryo wird zur Planula.

[1]) In der folgenden Darstellung habe ich mich Fol angeschlossen, welcher in einigen untergeordneten Punkten von Metschnikoff abweicht.

Die nun folgenden Veränderungen führen rasch zur Bildung einer typischen Meduse. Wo Epiblast und Hypoblast sich berühren, da verdickt sich die erstere Schicht und es entsteht ein scheibenförmiges Gebilde. Die Mitte desselben ragt etwas vor, verschmilzt mit dem Hypoblast und wird dann durchbohrt, um den Mund zu bilden (Fig. 72, *o*). Der Rand der Scheibe stellt einen verdickten Wulst dar, das Rudiment des Velums (*v*), das ausschliesslich vom Epiblast gebildet wird. An seinem Rande kommen sechs Tentakel (*t*) zum Vorschein, in welche hinein sich solide Verlängerungen der Wand des nun ungefähr sechseckigen Gastralraumes fortsetzen. Die hypoblastischen Axen der Tentakel verlieren aber bald ihren Zusammenhang mit der Gastralwandung.

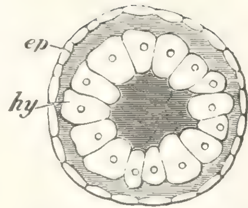


Fig. 71. Embryo von *Geryonia* nach der Delamination. (Nach Fol.) *ep*. Epiblast; *hy*. Hypoblast.

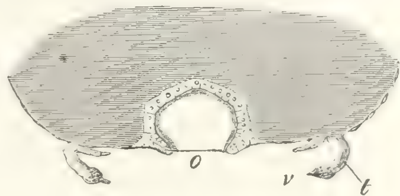


Fig. 72. Optischer Längsschnitt durch den oralen Pol von *Geryonia* nach dem Auftreten des Gallertgewebes des Schirmes. (Nach Fol.) *o*. Mund; *v*. Velum; *t*. Tentakel. Die schattirten Partien stellen das Gallertgewebe dar.

Bis zu dieser Zeit hat die Larve ihre mehr oder weniger kuglige Form behalten und die Höhlung an der Unterseite des Schirmes ist noch nicht entwickelt. Nun aber kommt die letztere zur Ausbildung, indem die ganze Scheibe eine Wölbung mit nach unten gewendeter Concavität annimmt. Die Auskleidung der so entstandenen Höhlung stammt von dem Epiblast der bereits erwähnten Scheibe.

Wie sich die Gastrovascularcanäle bilden, ist noch nicht genau bekannt geworden. Immerhin haben die Untersuchungen der Brüder Hertwig (No. 146) und von Claus (No. 153) festgestellt, dass die Radiär- und Ringgefässe dieses Systems bei der ausgewachsenen Meduse durch eine Hypoblastlamelle zusammenhängen, so dass es scheint, als ob diese Canäle die Ueberbleibsel einer früher continuirlichen Gastralhöhlung wären. Diese Art der Bildung derselben ist in der That für die medusiformen Knospen festgestellt und es erscheint daher, wie die Brüder Hertwig bereits ausführten, als eine ganz gerechtfertigte Deduction, dass sie auch bei der Larve vorkomme — eine Folgerung, welche durch die anfängliche Ausdehnung der Gastralhöhlung bis zum Rande der Scheibe (um die Zeit, wo ihre Wandungen die soliden Axen der Tentakel hervorsprossen lassen) bestärkt wird. Wahrscheinlich nehmen die Gastrovascularcanäle im Verlaufe der weiteren Zurückziehung der Gastralhöhle vom Rand der Scheibe ihren Anfang, obgleich Fol nicht im stande war, die Veränderungen zu verfolgen, welche zu ihrer Bildung führen.

Nach Ablauf der oben geschilderten Vorgänge ist die Larve zur völlig ausgebildeten Meduse geworden; allein sie macht noch eine nicht unbeträchtliche Metamorphose durch, bevor sie den ausgewachsenen Zustand erreicht.

Metschnikoff hat zwei Arten von Aeginiden untersucht, *Polyxenia leucostyla (Aegineta flavescens)* und *Aeginopsis mediterranea.* Bei diesen beiden Formen führt die Furchung zur Bildung einer verlängerten zweischichtigen bewimperten Planula ohne centrale Höhlung. Die beiden Enden derselben wachsen in zwei lange Fortsätze aus — die Rudimente eines Paares anfangs nach der aboralen Seite gerichteter Arme — welche eine solide hypoblastische Axe besitzen (Fig. 73).

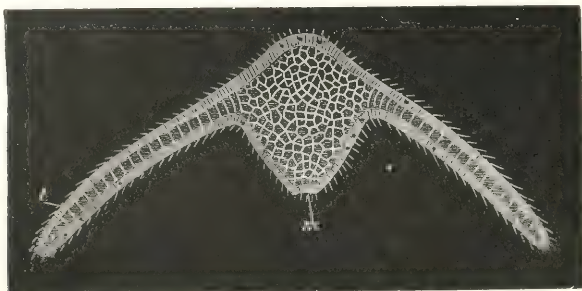


Fig. 73. Drei Tage alte Larve von *Aeginopsis* mit zwei Tentakeln. (Nach Metschnikoff.)
m. Mund; *t.* Tentakel.

Auf diesem Stadium gleicht die Larve auffallend derjenigen von *Tubularia.* Im Innern des Hypoblasts entsteht eine Höhlung, der Magenraum, der bald durch eine weite Mundöffnung *(m)* nach aussen durchbricht. Dann gelangt ein zweites Armpaar zur Ausbildung, das zuerst viel kürzer ist als das erste Paar; damit ist eine radiäre Symmetrie hergestellt. Zu gleicher Zeit entwickeln sich Sinnesorgane und der ganze Embryo nimmt einen medusenförmigen Charakter an. Es entstehen neue Tentakel, das Velum und die Schirmhöhle bilden sich aus, ohne dass jedoch diese Vorgänge für uns irgend ein besonderes Interesse darböten.

Siphonophora. Die Entwicklung der Siphonophoren hat den Gegenstand sorgfältiger Untersuchungen von Haeckel (158) und Metschnikoff (163) gebildet. Die Eier sind gross und entbehren gewöhnlich (mit Ausnahme von *Hippopodius)* einer Dotterhaut.

Sie bestehen aus einer peripherischen Schicht dichteren Protoplasmas und einer centralen schwammigen Masse. Gewöhnlich durchlaufen sie ihre ganze Entwicklung frei im Wasser. In einigen Fällen sind sie auch mit Erfolg durch künstliche Befruchtung aufgezogen worden.

Als Beispiel der Calycophoridae wähle ich *Epibulia auran-*

tiaca, eine mit *Diphyes* nahe verwandte Form, deren Entwicklung von METSCHNIKOFF studirt wurde [1]).

Es findet eine reguläre Furchung statt, welche nicht von der Bildung einer Furchungshöhle begleitet wird. Mit ihrem Abschluss wird das Ei zum kugeligen bewimperten Embryo. Dieser verlängert sich bald und seine Zellen differenziren sich in eine centrale und eine peripherische Schicht — das Epiblast und das Hypoblast (Fig. 74 *A)*. Auf diesem Stadium besitzt die Larve die typische Planulaform. Das Epiblast ist an dem einen Pol, den wir den oralen Pol nennen können, und an der einen Seite desselben, welche wir bereits als Ventralseite bezeichnen wollen, besonders verdickt. In der Nachbarschaft dieser dickeren Epiblastschicht differenzirt sich eine besondere dünne Lage von Hypoblast, welche im Gegensatz zu der Hauptmasse der grossen Nahrungsdotterzellen das eigentliche hypoblastische Epithel darstellt (Fig. 74 *B, hy)*. An dieser Verdickung kommen zwei Vorsprünge zum Vorschein (Fig. 74 *B*). Der oralwärts gelegene derselben ist die Anlage eines Tentakels *(t)*, der aborale die eines Nectocalyx *(nc)* (Schwimmglocke).

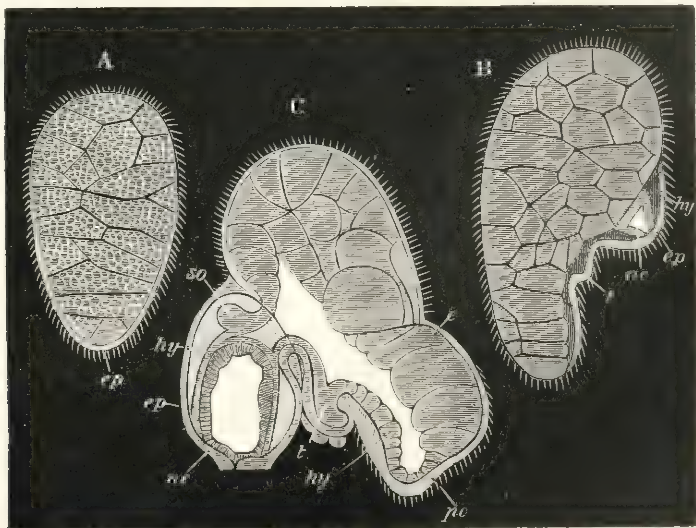


Fig. 74. Drei Larvenstadien von *Epibulia aurantiaca*. (Nach METSCHNIKOFF.
A. Planulastadium.
B. Sechs Tage alte Larve mit Nectocalyx *(nc)* und Tentakel *(t)*.
C. Etwas ältere Larve mit Gastralhöhle.
ep. Epiblast; *hy.* Hypoblast; *so.* Somatocyste; *nc.* Nectocalyx; *t.* Tentakel; *c.* grosse Dotterzellen; *po.* Polypit.

Der erstere verlängert sich in den folgenden Stadien zu einem aus Epiblast und Hypoblast bestehenden Fortsatz. Der centrale Theil

[1]) In meiner Schilderung der Entwicklung der Siphonophoren folge ich jedoch der von HUXLEY gebrauchten Terminologie.

des Nectocalyx anderseits scheint nur aus einer Verdickung des Epiblasts hervorzugehen, in welcher sich der Hohlraum der Glocke erst nachträglich aushöhlt. Zwischen diesen Theil und das äussere Epiblast, welches die äusserste Schicht des Nectocalyx liefert, schiebt sich jedoch eine Hypoblastschicht ein. Wenn der Nectocalyx schon ziemlich weit ausgebildet ist, so erscheint eine Höhle — der Anfang des primitiven Gastrovasculararraumes des ausgewachsenen Thieres — in dem allgemeinen Hypoblast zwischen der epithelialen und der ernährenden Schicht desselben, in unmittelbarer Nähe der Ursprungsstelle des Nectocalyx. Diese Höhle setzt sich in den letzteren hinein fort, um seine vier Gastrovascularcanäle zu bilden, während das Hypoblast am oberen Ende desselben die Somatocyste (Centralcanal) erzeugt (Fig. 74 *C*, *so*). Ist die primitive Gastralhöhle einmal angelegt, so vergrössert sie sich sehr rasch, besonders in oraler Richtung (Fig. 74 *C*), und stellt im oralen Theil des Embryos einen erweiterten Hohlraum dar. An der Spitze dieses Theils (Fig. 74, *po*) entsteht schliesslich die Mundöffnung und die von ihm umschlossene Höhlung wird zur Magenhöhle im engeren Sinne. Dieser ganze Abschnitt des Embryos kann als Polypit bezeichnet werden. Inzwischen ist aber auch der Nectocalyx mit grosser Geschwindigkeit gewachsen und bald stellt er den weitaus am meisten vorragenden Theil der Larve dar (Fig. 75). Die eigentliche Magenregion oder der Polypit (Fig. 75, *po*) fährt gleichfalls zu wachsen fort und an seinem Ende bildet sich nun ein Mund. Das aborale Ende des ursprünglichen Körpers des Embryos aber fällt allmählich der Atrophie anheim.

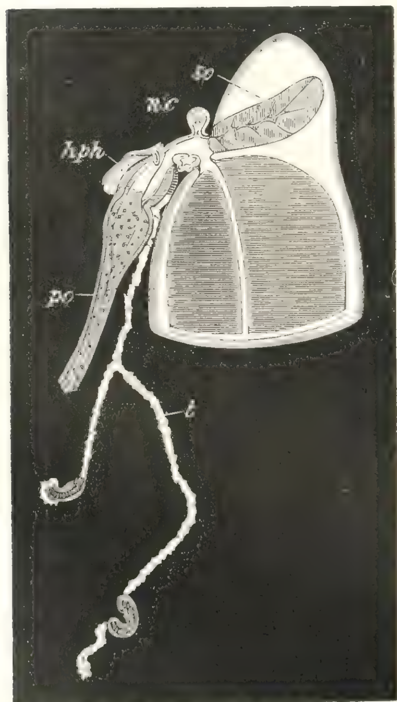


Fig. 75. Weiter vorgeschrittene Larve von *Epibulia aurantiaca* mit einem grossen Nectocalyx. (Nach METSCHNIKOFF.)

so. Somatocyste; *nc*. zweiter, noch unvollkommen entwickelter Nectocalyx; *hph*. Hydrophyllium (Deckschuppe); *po*. Polypit; *t*. Tentakel.

An der Verbindungsstelle von Nectocalyx und Polypit kommt das Coenosark (der Stamm) zur Ausbildung und die Anlagen eines zweiten Nectocalyx (*nc*) und eines zweiten Polypiten werden schon früher sichtbar, während ein Hydrophyllium (Deckschuppe) in Form einer Knospe auftritt, welche den ersten Polypiten und Tentakel bedeckt (*hph*). Mit der Ausbildung des Hydrophylliums ist das erste Segment, wenn

dieser Ausdruck gestattet ist, vollständig geworden. Das zweite Segment, dessen Anlage bereits als zweiter Polypit vorhanden ist, sprosst zwischen dem ersten Segment und den Nectocalyces hervor.

Bei den Physophoridae gestaltet sich die Entwicklung sehr verschiedenartig, obgleich die Abweichungen meistentheils nur untergeordnete Punkte betreffen. Der einfachste bisher untersuchte Typus wird von *Stephanomia (Halistemma) pictum* vertreten. Die Furchung und die Bildung einer doppelschichtigen Planula (Fig. 76) verlaufen

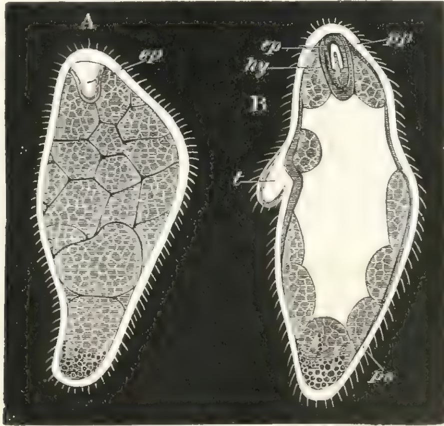


Fig. 76. Zwei Entwicklungsstadien von *Stephanomia pictum.* (Nach METSCHNIKOFF.)
A. Stadium nach der Delamination. *ep.* epiblastische Einstülpung, um die Pneumatocyste zu bilden.
B. Späteres Stadium nach der Bildung der Magenhöhle in dem soliden Hypoblast. *po.* Polypit; *t.* Tentakel; *pp.* Pneumatophor; *ep.* epiblastische Einstülpung, um die Pneumatocyste zu bilden; *hy.* Hypoblast in der Umgebung der Pneumatocyste.

in gewohnter Weise. Zwischen die solide Centralmasse von ernährenden Hypoblastzellen und das Epiblast schiebt sich eine hypoblastische Epithelschicht ein, welche am aboralen Pole eine besondere Verdickung erfährt. An diesem Pol bildet sich bald darauf eine solide Einstülpung von Epiblast, der sich eine Schicht von Hypoblast auflagert. Das so entstandene Gebilde ist die Anlage der Pneumatocyste *(ep).* Im nächsten Stadium kommt die Luftblase der Pneumatocyste innerhalb des Epiblasts zum Vorschein.

Der Gastrovascularraum bildet sich in der Mitte der ernährenden Hypoblastzellen, welche dann rasch absorbirt werden und den Gastrovascularraum vollständig von der Epithelschicht des Hypoblasts ausgekleidet zurücklassen (Fig. 76 *B*).

Durch die erwähnten Veränderungen sind die wichtigeren Organe der Larve sämmtlich zur Ausbildung gekommen. Das eine Ende stellt das Pneumatophor, das andere, der Oralabschnitt, den Polypiten dar. Zwischen beiden beobachtet man bereits die Anlage eines Tentakels und bald kommt noch ein zweiter Tentakel zum Vorschein. Der Mund entsteht als Durchbohrung am oralen Ende der Larve.

Das Pneumatophor enthält eine Verlängerung der Gastrovascularhöhle, deren flüssiger Inhalt die äussere hypoblastische Wandung der Pneumatocyste umspült. Dieselbe hat jedoch keine offene Verbindung mit der rings geschlossenen Höhlung der Pneumatocyste. In den spätern Entwicklungsstadien reducirt sich die Grösse des Pneumatophors ausserordentlich im Vergleiche mit den übrigen Theilen der Larve.

Die Entwicklung von *Physophora* stimmt beinah vollständig mit derjenigen von *Stephanomia* überein, ausgenommen einen ziemlich wichtigen Punkt, nämlich die Entwicklung eines Hydrophylliums. Dasselbe entsteht in Form einer Hervorragung am aboralen Pol und umschliesst eine Fortsetzung des Gastrovascularraumes. Zwischen Epiblast und Hypoblast der Hervorragung lagert sich Gallertgewebe ab und auf diese Weise wandelt sich das Hydrophyllium in ein grosses schirmartiges Organ um, das den Polypiten umschliesst. Beide zusammen zeigen eine ausserordentliche Aehnlichkeit mit einer gewöhnlichen Meduse, deren Manubrium durch den Polypiten, deren Schirm aber durch das Hydrophyllium dargestellt wird. Letzteres wird später jedoch abgeworfen.



Fig. 77. Larve von *Crystalloides*. (Nach Haeckel.)
h.ph. Hydrophyllium; *h.* Hydrocyste; *t.* Tentakel; *pp.* Pneumatophor; *po.* Polypit; *yk.* Dottersack.

Ein wichtiger Entwicklungstypus der Physophoriden findet in *Crystalloides*, einer mit *Agalma* nächst verwandten Gattung, seinen Vertreter. In diesem Typus wird der grössere Theil des ursprünglichen Eies, statt unmittelbar den Polypiten aus sich hervorgehen zu lassen, zu einer Art von Dottersack, aus welchem der Polypit hervorsprosst (Fig. 77, *yk.*). *Agalma Sarsii* nimmt in dieser Hinsicht ungefähr die Mitte zwischen *Crystalloides* und *Physophora* ein. Diese beiden Typen sind dadurch bemerkenswerth, dass sie eine ganze Reihe provisorischer Hydrophyllien ausbilden (Fig. 77, *h.ph.*). In beiden Gattungen entwickelt sich das erste Stück derselben wie bei *Physophora* und lange Zeit bleibt dasselbe allein in Thätigkeit.

Die aus der gegebenen Schilderung zu ziehenden Schlüsse lassen sich folgendermaassen zusammenfassen. Bei allen Siphonophoren bildet, soweit bis jetzt beobachtet wurde, die typische bewimperte zweischichtige Planula den Ausgangspunkt für die weitere Entwicklung. Die innere Schicht oder das Hypoblast besteht der Hauptsache nach aus grossen ernährenden Zellen. Von diesen differenzirt sich secundär eine hypoblastische Epithelschicht, deren genauere Beziehungen bei

den verschiedenen Typen etwas von einander abweichen. Die ernährenden Zellen selbst scheinen nicht unmittelbar in die bleibenden hypoblastischen Gewebe überzugehen. Die Entwicklung des fertigen Thieres aus der Planula beginnt mit der Verdickung der epiblastischen Schicht gewöhnlich an dem einen Pol (dem späteren proximalen oder aboralen Pol) und der Bildung einer Reihe knospenähnlicher Gebilde an diesem Pole (an deren Ausbildung die beiden Embryonalschichten gemeinsam Antheil nehmen), welche sich in die Hydrophyllien, die Nectocalyces u. s. w. umwandeln. Der grössere Oralabschnitt der Planula wandelt sich im allgemeinen in den Polypiten um, obgleich er in einigen Fällen *(Crystalloides)* auch als Dottersack zurückbleibt und erst secundär einem Polypiten den Ursprung gibt.

Ueber die Natur der verschiedenen Bestandtheile der Siphonophoren sind zwei sehr verschiedenartige Ansichten aufgestellt worden und beide Parteien haben die embryologischen Zeugnisse zur Bestätigung ihrer Ansichten in Anspruch genommen. HUXLEY und METSCHNIKOFF betrachten die einzelnen Theile (Nectocalyces, Hydrophyllien, Hydrocysten, Polypiten, Gonophoren etc.) als einfache Organe, während LEUCKART, HAECKEL, CLAUS etc. sie als ebenso viele verschiedene Individuen auffassen, welche einen zusammengesetzten Stock bilden. Der Gegensatz zwischen diesen beiden Ansichten gründet sich nicht blos auf die Definition eines Individuums[1]). Die Frage ist vor allem die: sind diese Theile ursprünglich durch Modification vollständiger Zooiden entstanden gleich den Gonophoren und den Nährthieren der festsitzenden Hydrozoenstöckchen, oder sind es Gebilde, welche von der Modification der Tentakel oder irgend anderer Theile eines einzelnen Zooids abzuleiten sind?

Die Schwierigkeit, diese Frage mit Hilfe der Embryologie zu entscheiden, beruht auf dem Umstande, dass ontologisch ein Tentakel und eine wahre Knospe auf genau dieselbe Weise entstehen, nämlich als papillenförmige Auswüchse, welche Fortsätze der beiden primitiven Keimblätter enthalten. Nichtsdestoweniger neigt sich das Gewicht der Thatsachen meiner Ansicht nach zu Gunsten der Anschauungsweise, welche die Siphonophoren als zusammengesetzte Stöcke auffasst, und die Darstellung von CLAUS über diesen Gegenstand („Grundzüge der Zoologie“ 3. Aufl. (1876), p. 216 ff.) scheint mir durchaus befriedigend zu sein.

Der ursprünglichste Zustand ist wahrscheinlich derjenige von *Physophora* in einem früheren Stadium, mit einem Hydrophyllium, das einen Polypiten umschliesst (vergl. HAECKEL und METSCHNIKOFF). In diesem Zustande lässt sich die ganze Larve mit einer einzelnen Meduse vergleichen, bei welcher das primitive Hydrophyllium den Schirm der Meduse und der Polypit das Manubrium repräsentirt. Der Tentakel, welcher

[1]) Nach den von HUXLEY in der „Anatomie der wirbellosen Thiere“ (S. 134 der deutschen Uebersetzung) gebrauchten Ausdrücken scheint es mir möglich, dass sein Gegensatz gegen LEUCKART's Ansicht sich wesentlich auf die Natur des Individuums bezieht.

jetzt schon auftritt, ist wahrscheinlich nicht als ein modificirtes Zooid, sondern als ein wirklicher Tentakel zu betrachten. Der Mangel eines ganzen Ringes von Tentakeln steht in Zusammenhang mit der bilateralen Symmetrie der Siphonophoren.

Das primitive Zooid eines Siphonophorenstockes ist somit eine Meduse. Von dieser muss angenommen werden, dass sie gleich *Sarsia* und *Willsia* fähig war, Knospen hervorzutreiben. Die gewöhnlichen Nectocalyces erweisen sich durch ihre Aehnlichkeit mit dem Schirm der typischen Medusen offenbar als solche Knospen von medusenförmigem Typus. Dasselbe lässt sich vom Pneumatophor behaupten, welches, wie METSCHNIKOFF gezeigt hat, in seiner Entwicklung mit einem Nectocalyx identisch ist. Beide entstehen aus einem soliden Epiblastfortsatze, in welchem sich später eine Höhlung — der hohle Raum des Nectocalyx oder der Pneumatocyste — aushöhlt. Rings um diesen erscheint eine doppelte Hypoblastschicht, welche eine Fortsetzung des Gastrovascularraumes enthält, und diese wird ihrerseits umschlossen durch eine Epiblastschicht, die eine Bedeckung der convexen Oberfläche des Nectocalyx und das äussere Epiblast des Pneumatophors bildet.

Die Gonophoren sind offenbar gleichfalls Zooiden und die Hydrophyllien endlich stellen wahrscheinlich rudimentäre Formen von Schirmen dar. In vielen Fällen (*Epibulia*, *Stephanomia*, *Halistemma* u. s. w.) fehlt das Hydrophyllium des primitiven Polypiten (des Manubriums) vollständig. In solchen Fällen muss man nothwendigerweise annehmen, dass der Schirm des ursprünglichsten Zooids der ganzen Colonie verkümmert sei. LEUCKART stellte sich anfänglich auf einen etwas von dem obigen abweichenden Standpunkt, indem er als Ausgangspunkt der Siphonophoren einen zusammengesetzten festsitzenden Hydrozoenstock annahm, welcher sich losgelöst habe, um frei herumzuschwimmen.

Acraspeda [1]. Die Embryonalentwicklung der verschiedenen Formen der Acraspeda ist von KOWALEVSKY (No. 147) und CLAUS (No. 153) untersucht worden. Ihre Beobachtungen scheinen darzuthun, dass eine eingestülpte Gastrula für diese Gruppe charakteristisch ist.

Unter den Formen mit Generationswechsel und einer festsitzenden Larvenform wurden am genauesten *Chrysaora* und *Cassiopea* untersucht. Das Ei der ersteren macht die ersten Phasen seines Embryonallebens durch, während es noch im Eierstocke liegt. Bei der letzteren wird es zwischen die Mundfortsätze eingeschlossen. Eine vollständige, mehr oder weniger regulär verlaufende Furchung führt zur Bildung einer einfachwandigen Blastosphaere mit einer kleinen Furchungshöhle. Die Wandung der Blastosphaere stülpt sich bald darauf ein und es entsteht ein Archenteron (Fig. 78 *A*). Kurz nachher verschliesst sich der Blastoporus und das Archenteron geht in einen geschlossenen Hohlraum über, der vollständig vom Epiblast getrennt ist (Fig. 78 *B*). Die Oberfläche der Larve bedeckt sich in der Zwischenzeit mit Wimpern. Das auf diese Weise erreichte freie Larvenstadium ist der gewöhn-

[1] Ich verwende diese Bezeichnung für die oft auch als Discophora benannte Gruppe, welche die *Pelagiden*, *Rhizostomiden* und *Lucernariden* umfasst.

lichen Hydrozoenplanula ähnlich. Nach dem Verschlusse des Blastoporus streckt sich die Larve in die Länge und das eine Ende spitzt sich zu. Mit diesem zugespitzten Ende setzt sich dann die Larve fest, während am entgegengesetzten breiteren Ende eine abermalige Einstülpung des Epiblasts zum Vorschein kommt (Fig. 78 *C*); aus dieser geht das Stomodaeum hervor, welches durch Resorption des dazwischenliegenden Septums mit dem Archenteron in Verbindung tritt. Das Verhältniss des Stomodaeums zum ursprünglichen Blastoporus ist nicht ermittelt worden.

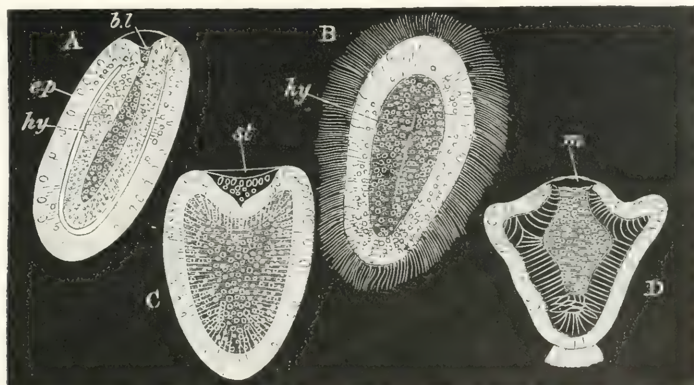


Fig. 78. Vier Entwicklungsstadien von *Chrysaora*. (Nach CLAUS.)
A. Gastrulastadium.
B. Stadium nach dem Verschluss des Blastoporus.
C. Festsitzende Larve mit eben sich bildendem Stomodaeum.
D. Die festsitzende Larve mit Mund, kurzen Tentakeln etc.
ep. Epiblast; *hy.* Hypoblast; *st.* Stomodaeum; *m.* Mund; *bl.* Blastoporus.

An der Befestigungsstelle entwickelt sich eine eigenthümliche Fussscheibe, rings um den Mund aber erscheint eine Epiblastfalte, welche zur Bildung einer Mundscheibe führt (Fig. 78 *D*). Dann kommen zunächst zwei Tentakel zum Vorschein, allein der eine derselben ist ursprünglich weitaus der grössere, obgleich er schliesslich vom zweiten im Wachsthum überholt wird. Bald darauf bildet sich ein zweites Tentakelpaar aus und verleiht der Larve eine vierstrahlige Symmetrie. Zwischen diesen sprossen später vier neue Tentakel hervor und in den dazwischen liegenden Flächen treten vier wulstartige Verdickungen des Hypoblasts auf, welche in den Hohlraum des Magens vorspringen. Sie theilen den Magen unvollkommen in vier Kammern, deren jede mit einem primären Tentakel correspondirt; sie können daher durchaus als Homologa der Mesenterien der Actinozoen aufgefasst werden. Die Zahl der Tentakel schreitet nun etwas unregelmässig bis zu sechzehn vor. Sämmtliche Tentakel enthalten eine solide hypoblastische Axe. Muskelelemente entwickeln sich aus dem Epiblast.

Mit den beschriebenen Veränderungen ist die sogenannte *Hydra tuba* oder die „*Scyphistoma*"-form erreicht (siehe Fig. 85). Die eigen-

thümliche Strobilabildung dieser Form wird in dem der Metamorphose gewidmeten Abschnitt besprochen werden.

Aurelia soll sich nach KOWALEVSKY auf gleiche Weise entwickeln wie *Cassiopea*, und das eine Stadium, welches von *Rhizostoma* beobachtet wurde, zeichnete sich gleichfalls durch eine (wahrscheinlich eingestülpte) Gastrulaform aus.

Bei *Pelagia* dagegen geht aus dem Ei direct eine dem Erzeuger ähnliche Form hervor. Die Furchung und die Invagination verlaufen nahezu ebenso wie bei *Cassiopea*, aber die archenterische Höhlung ist verhältnissmässig viel kleiner und der grosse Raum zwischen ihr und dem Epiblast erfüllt sich mit dem Gallertgewebe, welches den Schirm bildet. Der Blastoporus scheint sich nicht zu verschliessen, sondern unmittelbar in den Mund überzugehen. Wie bei *Cassiopea* nimmt die Larve ungefähr die Form einer vierseitigen Pyramide an, in deren Basis der Mund liegt. Die Pyramide wird später ziemlich niedrig und an den vier Ecken derselben wachsen vier Tentakel hervor, welche sich durch Theilung auf acht vermehren. Die Abflachung der Pyramide dauert fort, bis die Larve eine Form erreicht hat, welche kaum von derjenigen der „Ephyra" zu unterscheiden ist, die aus der Strobilabildung der festsitzenden Scyphistomaform anderer Acraspeda hervorgeht.

Alcyonaria. Bei den Alcyoniden scheint die Furchung stets zur Bildung einer soliden Morula zu führen, welche durch Delamination zur Planula wird. Die eigentliche Leibeshöhle entsteht durch Resorption der centralen Zellen, aber der axiale Theil des Magenrohres und der Mund bilden sich durch eine epiblastische Einstülpung.

Die Entwicklung dieser Typen ist vorzugsweise von KOWALEVSKY (147) studirt worden, meine Kenntniss seiner Resultate ist aber nur deutschen Auszügen aus den russischen Originalabhandlungen entnommen.

Bei *Alcyonium palmatum* findet die Befruchtung im freien Meerwasser statt. Die Furchung zeigt einen sehr abweichenden Charakter. Sie beginnt mit der Bildung einer Reihe unregelmässiger Hervorragungen an der Oberfläche des Eies, welche sich abgliedern und eine oberflächliche Schicht von Epiblastzellen darstellen. Die innere Protoplasmamasse theilt sich dann in polygonale Zellen, um das Hypoblast zu bilden, welches somit durch eine Art von Delamination zu entstehen scheint. Bei *Clavularia crassa* (No. 168) findet eine vollständige Furchung statt, worauf Delamination erfolgt. Die Larve von *Al. palmatum* verlängert sich, bedeckt sich mit Wimpern und erlangt so die Charaktere einer typischen Planula. Das centrale Hypoblast besteht aus einer äusseren körnigen Schicht mit unvollkommen differenzirten Zellen (das eigentliche Hypoblast) und einer inneren homogenen Masse mit Vacuolen.

Einige Larven setzen sich fest, während andere mit einander verschmelzen und eine grosse Masse darstellen, deren Schicksal noch nicht erforscht ist. Am freien Ende der festsitzenden Larve tritt nun eine Einstülpung des Epiblasts auf, wodurch das sogenannte Magenrohr entsteht, d. h. der axiale Abschnitt der allgemeinen Leibeshöhle, welcher

demnach in Wirklichkeit eine Art von Stomodaeum zu sein scheint. Rings um den Leibesraum bildet das Hypoblast acht Mesenterien und die dazwischen übrigbleibenden Kammern sind mit dem homogenen Material erfüllt, welches im vorhergehenden Stadium die Mitte des Eies einnahm. Es ist wohl anzunehmen, obgleich dies nicht direct nachgewiesen wurde, dass das Magenrohr durch Resorption des blinden Endes der stomodaealen Einstülpung in freie Communication mit den zwischen den Mesenterien liegenden Gastralräumen tritt [1]). Während des nächsten Stadiums bekommt das junge *Alcyonium* ausserdem acht Tentakel, welche als hohle und nach innen in die acht Mesenterialkammern sich öffnende Papillen entstehen. Auf diesem Stadium wird ferner das die Mesenterialkammern erfüllende Material vollständig aufgebraucht.

Zwischen Epiblast und Hypoblast bildet sich eine homogene Membran, die zwischen die beiden Schichten von Hypoblast eindringt, welche die Mesenterien bilden. Auf der Aussenseite dieser Membran und daher wahrscheinlicher Weise vom Epiblast abstammend, findet sich eine Schicht von Bindegewebszellen, die später reichliches Gallertgewebe liefern (das Coenenchym), in welchem die Skeletelemente zur Ablagerung gelangen. Bei *Sympodium coralloides* hat Kowalevsky (No. 168) noch vollständiger die Abstammung der Mesoblastzellen vom Epiblast dargethan. Er findet, dass sich die Kalkspicula in diesen Zellen ebenso wie in den Mesoblastzellen der Spongien entwickeln. Die in diesem Gewebe verzweigten Gastrovascularcanäle sind Auswüchse der primitiven Leibeshöhle. Aus dem Epiblast entsteht in einer späteren Periode eine Schicht von Ringmuskeln, die Längsmuskeln der Mesenterien aber an der Innenseite der homogenen Membran werden von Kowalevsky als vom Hypoblast abstammend aufgefasst.

Eine bewimperte Planula mit durch Delamination entstandenem Hypoblast findet man auch bei *Gorgonia* und *Corallium rubrum*. Bei der ersteren Gattung besteht das Hypoblast zu der Zeit, wo die Larve sich festsetzt, aus zwei Schichten, einer äusseren von säulenförmigen und einer innern von rundlichen bewimperten Zellen, die eine centrale Leibeshöhle auskleiden. Die innere Schicht soll nach Kowalevsky's Ansicht schliesslich resorbirt werden und der innern körnigen Masse bei *Alcyonium* homolog sein.

Zoantharia. Unter den Zoantharia sind verschiedene Formen durch Kowalevsky (147) und Lacaze Duthiers (170) untersucht worden. Der erstere Forscher hat nachgewiesen, dass mehrere derselben ein eingestülptes Gastrulastadium durchlaufen, während in anderen Fällen das Hypoblast wahrscheinlich durch Delamination entsteht.

Zur ersteren Gruppe gehört eine essbare Form von Seeanemonen, welche bei Messina gefunden wird, *Cerianthus* und vielleicht auch *Caryophyllium*. Bei der ersteren derselben führt die Furchung zur Bildung einer Blastosphaere. Darauf folgt eine normale Invagination, welche die Furchungshöhle verschwinden macht, und der Blastoporus

[1]) Der deutsche Auszug ist hinsichtlich der Bildung des Mundes ziemlich unklar.

verengert sich, um den Mund zu bilden. Die Ränder des Mundes liegen tief nach innen und so entsteht das Magenrohr (Stomodaeum), welches wie bei den *Alcyonidae* von Epiblast ausgekleidet wird. Gleichzeitig mit der Bildung des Mundes treten die beiden ersten Mesenterien auf.

Bei *Cerianthus* verläuft die Furchung inaequal; die ersten Stadien sind ähnlich wie bei der eben beschriebenen Actinie. Aber die Hypoblastzellen lassen eine Masse fettigen Materials aus sich hervorgehen, welches den Leibesraum erfüllt, jedoch schliesslich resorbirt wird.

Bei der Mehrzahl der bis jetzt untersuchten Zoantharia, welche Arten von *Actinia*, *Sagartia*, *Bunodes*, *Astroides*, *Astraea* etc. umfassen, führt die Furchung, die oft inaequal[1]) verläuft und nicht von der Bildung einer Furchungshöhle begleitet wird, zur Entstehung einer soliden doppelschichtigen bewimperten Planula. Bei diesen Formen findet die Befruchtung innerhalb des Ovariums statt und die ersten Stadien der Entwicklung werden noch in den mütterlichen Geweben durchlaufen.

Das eine Ende der Planula wird eiförmig und entwickelt ein besonderes Wimperbüschel. Am andern Ende kommt eine seichte Vertiefung zum Vorschein, welche rasch grösser wird und eine von Epiblast ausgekleidete Einstülpung darstellt. Dies ist das Stomodaeum, welches zum sogenannten Magenrohr wird. Der eigentliche Leibesraum, von Hypoblast ausgekleidet, wird noch längere Zeit hindurch von Dottermaterial ausgefüllt. Stets schwimmt die Larve mit nach vorn gewendetem aboralem Ende herum.

Zwischen den beiden Embryonalschichten entsteht eine homogene Membran, welche der bereits von den Alcyonidae beschriebenen ähnlich ist.

Bei der weitern Entwicklung der Larven handelt es sich vorzugsweise um die Bildung der Mesenterien, der Tentakel und des Kalkskelets. In Bezug auf diesen Punkt sind namentlich die Beobachtungen von Lacaze Duthiers werthvoll und überraschend.

Bei dem ausgewachsenen Thiere ist man in der Regel im stande, an den Tentakeln eine sechszählige Symmetrie zu erkennen. Man findet sechs primäre, sechs secundäre, zwölf tertiäre, vierundzwanzig quaternäre Tentakel u. s. w. Die harten Septa des Skelets folgen demselben Gesetze bis zum dritten Cyklus, jenseits desselben aber scheinen, wenigstens in den Fällen, wo sich dies bestimmen lässt, nur zwölf Septa in jedem neuen Cyklus aufzutreten.

Die Beobachtungen von Lacaze Duthiers haben nun aber gezeigt, dass diese Symmetrie erst secundär erworben wird und dass sie nicht im mindesten mit der Aufeinanderfolge der Theile bei der Entwicklung übereinstimmt.

Diese Beobachtungen wurden an drei Arten von Zoantharia ohne

[1]) Dies gründet sich auf Angaben von Kleinenberg. Das Vorhandensein einer inaequalen Furchung deutet wahrscheinlich eine epibolische Gastrula an.

Skelet angestellt, nämlich an *Actinia mesembryanthemum*, *Sagartia* und *Bunodes gemmacea*, während *Astroides calycularis* als Typus für seine Untersuchungen über das Polyparium (Kalkskelet) diente. Es wird am passendsten sein, mit der Wiedergabe seiner Resultate über *Actinia mesembryanthemum* zu beginnen, welche seiner Arbeit hauptsächlich zu Grunde liegt.

Der freie cylinderförmige Embryo, der mit nach vorn gekehrtem aboralem Ende herumschwimmt, flacht sich erst etwas ab und zieht seinen Mund in die Breite. Auf diese Weise kommt schon eine bilaterale Symmetrie zum Ausdruck. Nun entstehen zwei Mesenterien senkrecht zur langen Axe des Mundes, welche die Leibeshöhle in zwei ungleich grosse Kammern theilen. Die Mesenterien entstehen aus einer Hypoblastfalte mit einer Fortsetzung des Epiblasts zwischen die beiden Blätter der Falte hinein. Die grössere Kammer theilt sich sodann durch zwei neue Mesenterien in drei Kammern und eine ähnliche Theilung findet in der kleinen Kammer statt. Das Stadium mit sechs Kammern macht beinah sofort einem solchen mit acht Kammern Platz, indem nämlich bald zwei neue Mesenterien im zweiten Kammerpaar auftreten. An dieses Stadium mit acht Kammern schliesst sich eine ausgeprägte Ruheperiode. Die Zahl der Kammern steigert sich sodann auf zehn durch Theilung des dritten und auf zwölf durch Theilung des vierten Kammerpaares. Es leuchtet ein, dass die Zahl der Kammern in arithmetischer Progression zunimmt durch beständige Hinzufügung von je zweien, welche abwechselnd von den primitiven grossen und kleinen Kammern abgeschnitten werden. Die neugebildeten Kammern liegen stets unmittelbar an der einen Seite der primitiven Mesenterien. Die Stadien mit sechs und mit zehn Kammern sind von sehr kurzer Dauer. Die beiden primitiven Kammern liegen nothwendigerweise an den Enden der langen Axe des Mundes. Nach der Theilung der Leibeshöhle in zwölf Kammern erlangen alle diese eine ziemlich gleichförmige Grösse und nun beginnt die Bildung der Tentakel. Das die Ausbildung der Tentakel regelnde Gesetz ist nahezu dasselbe wie dasjenige der Mesenterien, aber es wird nicht so streng innegehalten. Für jede Kammer kommt ein Tentakel zum Vorschein. Die auffallendste Erscheinung beim Auftreten der Tentakel liegt nun aber darin, dass der über der primitiven grösseren Kammer stehende Tentakel lange vor irgend einem der übrigen hervorkommt und längere Zeit seine Ueberlegenheit behauptet (Fig. 80 *A*). Diese Thatsache, zusammengehalten mit der Ungleichförmigkeit der primitiven Kammern, gibt guten Grund zu Speculationen über die mögliche Abstammung der Coelenteraten von Formen mit deutlich differenzirter Rücken- und Bauchfläche. Die Ueberlegenheit des zuerst gebildeten Tentakels beschränkt sich auch nicht blos auf die Actinozoen, sondern wird, wie bereits angedeutet, auch bei den Scyphistomaformen (S. 159) der *Acraspeda* angetroffen.

Nachdem die zwölf Tentakel sich entwickelt haben, theilen sie sich secundär in zwei Kreise von je sechs jeweils grösseren und kleineren Tentakeln, welche mit einander alterniren. Die den beiden ursprünglichsten Kammern angehörenden Tentakel stehen in dem Cyklus der kleinern Tentakel. Die Mesenterialfilamente kommen gleichfalls vor allem

auf dem primären Septenpaar zum Vorschein. Die Zunahme in der Zahl der Tentakel und Kammern von zwölf auf vierundzwanzig findet, wie sich herausgestellt hat, auf sehr merkwürdige und unerwartete Weise statt. Die betreffenden Gesetze werden von LACAZE DUTHIERS folgendermaassen ausgedrückt. „Das Auftreten der neuen Kammern ist nicht, wie man geglaubt hat, eine Folge der Bildung einer einzelnen Kammer zwischen je zwei der bereits existirenden, sondern vielmehr der Bildung zweier neuer Kammern innerhalb jedes der sechs Elemente (Kammern) des kleinern Cyklus.“ Die Folge dieses Gesetzes ist, dass ein Paar von Tentakeln des dritten Cyklus jeweils im zweiten Zwischenraum hineingesetzt erscheint zwischen einen grossen und einen kleinen Tentakel der beiden bereits existirenden Kreise, welche wir am passendsten als ersten und zweiten Cyklus bezeichnen (Fig. 80 *B*).

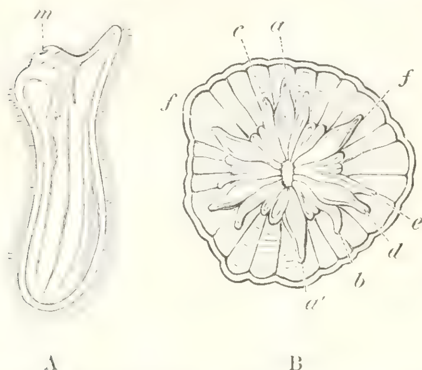


Fig. 80. Zwei Entwicklungsstadien von *Actinia mesembryanthemum*. (Nach LACAZE DUTHIERS.)

Bei dem jüngern bewimperten Embryo *A*, welcher von der Seite dargestellt ist, hat sich erst ein Tentakel entwickelt. *m*. Mund.

Die ältere Larve *B* ist von oben dargestellt, zu der Zeit, wo eben 24 Tentakel ausgebildet sind. Die Buchstaben deuten die richtige Reihenfolge der Tentakel an; *e* und *f* sind aber verwechselt worden.

Die auf diese Weise entstandenen 24 Tentakel sind offenbar anfänglich sehr unregelmässig angeordnet (Fig. 80 *B*), bald aber erlangen sie eine regelmässige Anordnung in drei sich abstufenden Kreisen von 6, 6 und 12. Der erste Kreis der sechs grössten Tentakel ist der grosse Cyklus des vorhergehenden Stadiums, die beiden andern Tentakelkreise aber sind ganz heterogenen Ursprungs, indem jeder derselben sich theilweise aus den zuletzt gebildeten zwölf Tentakeln und theilweise aus den 6 Tentakeln des zweiten Cyklus des vorhergehenden Stadiums zusammensetzt.

Das fernere Gesetz der Vermehrung wurde von LACAZE DUTHIERS folgendermaassen formulirt: „Die Zahl der Kammern und noch später diejenige der correspondirenden Tentakel steigert sich von 24 auf 48 und von 48 auf 96 durch die Ausbildung eines Paares von Elementen in jeder der 12 resp. 24 Kammern, über denen die kleinsten Tentakel sitzen, welche zusammen den vierten resp. fünften Kreis darstellen. Da nach der Bildung jedes neuen Cyklus die Anordnung der Tentakel abermals symmetrisch wird, so ist klar, dass alle die Cyklen von gleich grossen Tentakeln mit Ausnahme des ersten aus Elementen bestehen, welche hinsichtlich ihres Alters vollkommen heterogen sind.“

Die Festsetzung der frei herumschwimmenden Larve findet in der Periode statt, wo die Tentakel sich von 12 auf 24 vermehren.

Bei *Bunodes* und *Sagartia* verläuft die Bildung der Kammern im allgemeinen beinah wie bei *Actinia*.

Bei den beiden Typen der Actinozoa mit embolischer Gastrula scheinen die auf die Bildung der Tentakel bezüglichen Gesetze nicht dieselben zu sein, wie sie die von Lacaze Duthiers beobachteten Formen beherrschen.

Bei *Cerianthus* entstehen gleichzeitig vier Tentakel zu einer Zeit, wo auch nur erst vier Kammern vorhanden sind. Bei *Arachnitis (Edwardsia)* soll die Aufeinanderfolge der Tentakel (A. Agassiz, No. 166) derjenigen bei *Cerianthus* gleichen. Ursprünglich sind vier Tentakel vorhanden und am einen Ende der langen Axe des Mundes liegen die ältesten, während am andern Ende beständig neue Tentakel paarweise sich hinzufügen. Ein überzähliger Tentakel liegt stets an dem dem ältesten Tentakel gegenüberliegenden Ende des Mundes.

Bei den andern Arten mit embolischer Gastrula scheinen gleichzeitig acht Tentakel aufzutreten zu der Zeit, wo acht Kammern vorhanden sind. Allerdings ist Kowalevsky's Beschreibung über diesen Punkt nicht sehr klar. Das Vorkommen eines solchen Stadiums würde eine innige Verwandtschaft mit den *Alcyonidae* anzudeuten scheinen.

Unter den sklerodermaten Actinozoen mit Ausnahme von *Caryophyllium* gleicht der Embryo ausserordentlich demjenigen der durch Delamination entstehenden Malacodermata. Die ersten Stadien verlaufen innerhalb des Ovariums und die Larve gelangt durch Dehiscenz als zweischichtige bewimperte Planula in die Leibeshöhle.

Die das Auftreten der ersten zwölf Tentakel regelnden Gesetze scheinen dieselben zu sein wie bei den Malacodermata. Die harten Theile beginnen sich in der Regel zu bilden, wenn zwölf Tentakel aufgetreten sind, zu welcher Zeit auch die Festsetzung der Larve stattfindet. Bei dieser Gelegenheit flacht sich die Larve bedeutend ab.

Die ersten Theile, welche vom Kalkskelet oder Polyparium zum Vorschein kommen, sind zwölf Septa, welche gleichzeitig in Falten der Leibeswand innerhalb der Kammern, zwischen den Mesenterien auftreten und daher den Tentakeln und nicht, wie man erwarten möchte, den Mesenterien entsprechen. Jedes Septum entsteht durch Verschmelzung von drei Kalkplatten, welche aus separaten Verkalkungsmittelpunkten hervorgegangen sind. Die Verschmelzung der drei Elemente bringt eine Y-förmige Platte hervor, deren unpaariger Schenkel nach innen, deren paarige Schenkel nach aussen sehen (Fig. 81). Die Theca oder das Mauerblatt kommt erst dann zum Vorschein, wenn die Septa bereits gebildet sind, und anfänglich stellt sie eine ziem-

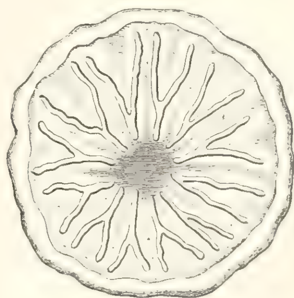


Fig. 81. Larve von *Astroides calycularis*, bald nachdem sich dieselbe festgesetzt hat. (Nach Lacaze Duthiers.)

Die Figur zeigt die Entwicklung der Y-förmigen Septa in den Zwischenräumen zwischen den Mesenterien. Die Lage der letzteren ist durch die zarte Schattirung angedeutet. Ausserhalb hat sich das Mauerblatt entwickelt.

lich membranöse Schale dar, die von den Septen ganz abgesondert ist. Später erst entsteht die Columella durch Verschmelzung einer Anzahl von Knötchen, welche in einer von den innern Enden der Septa eingeschlossenen Axe gebildet worden sind.

Nach der Bildung des Mauerblattes scheiden sich die Septa in zwei Cyklen durch das vorwiegende Wachsthum von sechs derselben. Nachdem die Septa mit dem Mauerblatte verwachsen sind, füllt sich der zwischen beiden Schenkeln des Y bestehende freie Raum mit kalkigem Gewebe aus. Das Gesetz der Bildung des dritten Cyklus von Septen (12—24) ist nicht ermittelt worden, so dass es unmöglich ist, anzugeben, ob es denselben eigenthümlichen Principien folgt, welche das Wachsthum der Tentakel regeln.

Alle Skelettheile liegen zwischen Epiblast und Hypoblast und sind in dieser Hinsicht durchaus homolog mit dem Skelet der *Alcyonidae*. Gleichwohl glaubt Lacaze Duthiers, sie entstünden im Hypoblast; allein nach den Beobachtungen von Kowalevsky kann kaum ein Zweifel sein, dass sie in dem Bindegewebe zwischen den beiden Embryonalschichten entstehen, welches wahrscheinlich epiblastischen Ursprungs ist.

Eine sehr eigenthümliche Larve, die wahrscheinlich zu den Actinozoen gehört, hat Semper beschrieben [1]). Dieselbe besitzt eine langgestreckte Form und ist mit einem Längswulste von Wimpern versehen. An dem einen Ende des Körpers befindet sich ein Mund, am entgegengesetzten Ende ein After. Der Mund führt in einen Oesophagus, welcher sich unmittelbar in einen Magenraum mit sechs Mesenterien öffnet. In der Haut findet man zahlreiche Nesselzellen. Eine mesotroche wurmähnliche Larve, die gleichfalls mit Nesselzellen ausgestattet ist und zu gleicher Zeit gefunden wurde, hat Semper für eine jüngere Form dieser Larve erklärt.

Ctenophora. Das Ei der Ctenophoren besteht aus einer äusseren körnigen Protoplasmaschicht und einer inneren schwammigen Masse mit Fettkügelchen. Es wird von einer zarten Blase umhüllt, deren Durchmesser sehr viel grösser ist als derjenige des Eies selbst. Diese Blase scheint mit Seewasser gefüllt zu sein, in welchem das Ei flottirt.

Man kann befruchtete Eier in der Regel ganz leicht erhalten, indem man das eingefangene ausgewachsene Thier 12—24 Stunden im Wasser hält. Die Hauptautoritäten über die Entwicklung dieser Formen (Kowalevsky, No. 147 und 178 und Agassiz, No. 172) widersprechen sich leider in einem oder zwei der wichtigsten Punkte. Es scheint jedoch, dass die Embryonalschichten jedenfalls durch eine Art von epibolischer Gastrulabildung entstehen, während das eigentliche Magenrohr zum Unterschiede vom Gastrovascularraum durch eine Einstülpung entsteht und daher als eine Art von Stomodaeum betrachtet zu werden verdient.

Die ersten Stadien sind einander bei allen bisher beobachteten Typen sehr ähnlich. Die Furchung beginnt damit, dass die äussere

[1]) „Ueber einige tropische Larvenformen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XVII. 1867.

Schicht des Eies, welche sich durchweg als die active Schicht verhält, an dem einen Pol, den man als Bildungspol bezeichnen kann, eine Hervorragung bildet. Unmittelbar unterhalb dieser Hervorragung liegt der Nucleus. In der Mittellinie der Vorragung kommt eine Furche zum Vorschein (Fig. 82 *A*), die sich allmählich vertieft, bis sich das Ei in zwei Hälften getrennt hat.

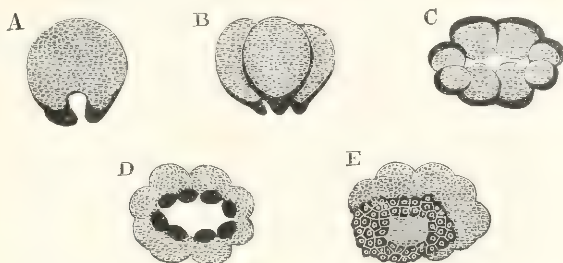


Fig. 82. Fünf Entwicklungsstadien von *Idyia roseola*. (Nach Agassiz.) Die protoplasmatische Schicht des Eies ist schwarz dargestellt.

Die körnige Schicht folgt der Furche derartig, dass jedes der neuen Segmente gleich dem ursprünglichen Ei vollständig von einer Schicht körnigen Protoplasmas umkleidet wird. Jedes Segment enthält einen Kern. Eine zweite ähnliche Theilung unter rechtem Winkel auf die erste Theilungsebene lässt vier Segmente entstehen (Fig. 82 *B*) und die so gebildeten Segmente theilen sich abermals in acht (Fig. 82 *C*). Bei der Theilung in acht Segmente, welche abermals nach einer verticalen Ebene stattfindet, kommen Theilstücke von ungleicher Grösse heraus, indem vier derselben viel kleiner sind als die übrigen. Diese acht Segmente ordnen sich dann in Form einer schwach gebogenen Scheibe rings um eine verticale Axe an — die spätere lange Axe des Körpers — und in dieser Axe befindet sich ein hohler Raum, welcher gleich der Furchungshöhle von *Sycandra raphanus* an beiden Enden offen ist. Die Scheibe, deren Concavität auf der Seite des Bildungspoles liegt, hat manchmal die Gestalt einer Ellipse (Fig. 82 *C*), manchmal auch diejenige eines Rechtecks, an welchem die vier kleinen Kugeln die Pole der langen Axe einnehmen. Auf diese Weise ist schon in diesem Stadium eine bilaterale Symmetrie unverkennbar angedeutet.

Bei der nächsten Phase der Furchung bildet die körnige, jedes Segment umgebende Schicht abermals eine Vorragung am Bildungspole, allein statt dass sich nun jedes Segment in zwei gleiche Theile trennte, schnürt sich die protoplasmatische Vorragung allein von dem Hauptsegmente ab. Auf diese Weise werden sechzehn Kugeln ausgebildet, von denen acht gross sind und hauptsächlich aus dem Dottermaterial des innern Theiles des Eies bestehen, während die andern acht klein sind und sich ausschliesslich aus dem körnigen Protoplasma zusammensetzen. Die acht kleinen Kugeln stellen einen Ring auf der Seite des Bildungspols der grossen Kugeln dar (Fig. 82 *D*).

Nun nehmen die kleinen Kugeln sehr rasch an Zahl zu (Fig. 82 *E*), theilweise durch Theilung, theilweise aber auch durch Hervorknospen neuer Zellen aus den grossen Kugeln; sie breiten sich dann über die grossen Kugeln aus und stellen auf diese Weise eine epibolische Gastrula her. Sie selbst bilden eine Schicht von Epiblast (Fig. 83 *A*). In der Zwischenzeit bleiben die grossen Zellen verhältnissmässig passiv, obgleich sie sich während des ganzen Processes theilen, in einzelnen Fällen mehr oder weniger unregelmässig, während sie bei *Eucharis* regelmässig in sechzehn Stücke zerfallen. Die axiale Furchungshöhle scheint während des Processes ganz zu verschwinden.

Es besteht ein wichtiger Gegensatz zwischen den Schilderungen von KOWALEVSKY und von AGASSIZ in Betreff der Vermehrung der kleinen Zellen. Nach AGASSIZ vermehren sich dieselben am raschesten am Bildungspole und sie bedecken diesen, bevor sie am entgegengesetzten Pole sich begegnen. Gerade das Entgegengesetzte berichtet KOWALEVSKY. Es scheint jedoch dieser Widerspruch darauf zu beruhen, dass der eine oder der andere dieser Autoren die beiden Pole des Embryos mit einander verwechselt hat, indem nach AGASSIZ die Bildung des Mundes am Bildungspole, nach KOWALEVSKY aber an dem diesem gegenüberliegenden Pole stattfinden soll.

Ohne eine Entscheidung zwischen den dargelegten Ansichten versuchen zu wollen, werden wir einfach den Pol, an welchem der Mund entsteht, als den oralen Pol bezeichnen.

Die Bildung des Nahrungsraumes beginnt bald nach der vollständigen Umhüllung des Embryos durch Epiblastzellen. Am oralen Pol greift eine Einstülpung der Epiblastzellen Platz (Fig. 83 *B*), welche sich dann bis zum entgegengesetzten Pole hindurch vordrängt. Ganz besonders aus den von AGASSIZ beigegebenen Abbildungen und aus der Erklärung seiner Tafeln scheint hervorzugehen, dass sich im Hypoblast am Ende des eingestülpten Rohres eine grosse Kammer ausbildet, in welche dieses Rohr bald ausmündet (Fig. 83 *C*). Das eingestülpte Rohr scheint also dem sogenannten Magen den Ursprung zu geben, während die Kammer an seinem aboralen Ende ohne Zweifel das Infundibulum oder den Trichter darstellt, welcher, wie man aus KOWALEVSKY's Darstellung entnehmen kann, von Platten-

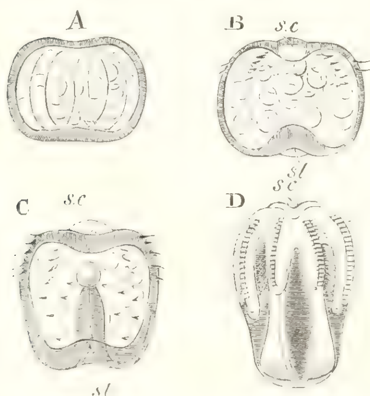


Fig. 83. Vier Entwicklungsstadien von *Idyia roseola*. (Nach AGASSIZ.)
s.c. Sinneskapsel; *st.* Stomodaeum.

epithel ausgekleidet wird. In einer späteren Periode gehen die Gastrovascularcanäle vom Infundibulum als vier Taschen aus, welche von den grossen centralen Zellen umgeben werden und auf Kosten derselben wachsen, nachdem diese sich in der Zwischenzeit in vier Massen gruppirt haben und also als eine Art von Dotter zu dienen scheinen. Die Kerne dieser grossen Zellen verschwinden nach KOWALEVSKY und die Zellen selbst zerfallen in immer kleinere Stücke.

Der schwierigste Punkt in der erwähnten Beschreibung von AGASSIZ ist die Entstehung des Infundibulums. In Ermangelung eines klaren Berichts über diesen Punkt scheint es am besten, anzunehmen, dass dasselbe als ein in den centralen Zellen sich aushöhlender Raum entsteht und dass seine Wandungen von aus den Dotterzellen abstammenden Elementen gebildet werden [1]). Nach dieser Angabe würde der Nahrungscanal der Ctenophoren ebenso wie bei den Acraspedoten Medusen und den Actinozoen aus zwei Abtheilungen bestehen: erstens einer eigentlichen hypoblastischen Abtheilung, welche das Infundibulum und die von demselben entspringenden Gastrovascularcanäle liefert, und zweitens aus einer epiblastischen Abtheilung — dem Stomodaeum — welche den Magen liefert.

Die Beobachtungen von KOWALEVSKY über das Ernährungssystem lassen sich nicht vollständig mit denen von AGASSIZ vereinbaren. Er findet, dass die orale Seite des Embryos sich aushöhlt und dass die von abgeflachten Zellen ausgekleidete Höhlung sich als Infundibulum abschnürt, von welchem nachträglich die Radialcanäle auswachsen sollen. Zum Infundibulum führt ein enger, von säulenförmigem Epithel ausgekleideter Canal, welcher zur Magenhöhlung werden soll.

Während der Darmcanal sich ausbildete, hat an andern Stellen des Embryos eine Reihe wichtiger Veränderungen Platz gegriffen. Die Reihen von Ruderplättchen kommen zunächst als vier longitudinale, gleich weit von einander entfernte gerade Verdickungen des Epiblasts in der Nähe des aboralen Pols zum Vorschein. Auf der vorspringenden Oberfläche dieser Wülste erscheinen steife Wimpern, welche mit einander verschmelzen, um die Ruderplättchen zu bilden. Während der Embryo sich noch in der Eihaut befindet, sind die Plättchenreihen ganz kurz und doppelt. Bei *Pleurobrachia* z. B. befinden sich acht bis neun Plättchenpaare in jeder Reihe. Erst später trennt sich jede Doppelreihe in zwei Reihen.

Bei allen Formen mit Ausnahme der Eurystomata *(Beroe)* wachsen zwei Tentakel als Verdickungen des Epiblasts hervor (Fig. 84 *B*, *t*). Sie liegen an den einander gegenüberstehenden Polen der längeren Queraxe des Embryos.

Ein Fortsatz des contractilen Gallertgewebes des Körpers, dessen Entstehung unten geschildert wird, dringt nach KOWALEVSKY in diese Tentakel vor.

[1]) CHUN (174) gibt eine kurze Darlegung seiner Beobachtungen, welche mit der Auffassung im Texte im Einklang steht.

Der Centralapparat des Nervensystems und die Otolithen bilden sich am aboralen Pol aus einer Verdickung des Epiblasts, aber die Einzelheiten ihrer Entstehung sind noch nicht ganz aufgeklärt. Es ist daher nothwendig, meine Schilderung ihrer Entwicklung durch eine kurze Beschreibung ihres Baues beim ausgewachsenen Thiere einzuleiten.

Im fertigen Zustande bestehen diese Theile aus einer Blase mit bewimperter Auskleidung, die an der Gabeltheilung der beiden Analröhren liegt, und aus gewissen mit dieser Blase zusammenhängenden Gebilden. Am Boden der Blase ist eine Masse von Otolithen vermittelst vier blattförmiger Körper aufgehängt, welche als Träger bezeichnet werden. Das Dach der Blase ist sehr dünn und hat die Form einer vierseitigen Pyramide. Sechs Oeffnungen führen in die Blase hinein. Durch vier derselben, welche in den vier Ecken liegen, treten vier bewimperte und mit den Trägern zusammenhängende Furchen heraus. Diese Furchen theilen sich, sobald sie die Otolithenblase verlassen haben, und wenden sich gegen die acht Ruderplättchenreihen. Zu beiden Seiten stehen die Wandungen der Blase in Verbindung mit zwei verdickten bewimperten Platten mit angeschwollenen Rändern (den Polfeldern), deren Mitte gegenüber zwei seitliche Oeffnungen in die Blase führen, wodurch die erwähnte Sechszahl vervollständigt wird. Durch die seitlichen Oeffnungen wird das Seewasser mittels der Thätigkeit der auf den Platten stehenden Wimpern hereingetrieben.

Die Entwicklung dieser Theile nun findet folgendermaassen statt. In der aboralen Epiblastverdickung kommt eine Höhlung zum Vorschein, deren Wand die erste Anlage der Otolithenblase darstellt (Fig. 83 *B* u. *C*, *s.c.*). Das Dach der Höhlung ist ausserordentlich zart; zu jeder Seite derselben bildet sich eine Verdickung von Zellen aus, welche KOWALEVSKY als Anlage der Ganglienzellen betrachtet. Diese Verdickungen scheinen auch die seitlichen bewimperten Platten aus sich hervorgehen zu lassen. Die Otolithen entstehen aus Zellen an vier isolirten Punkten in den Ecken der bewimperten Platten, den einzelnen Plättchenreihen gegenüber (Fig. 84 *A*, *ot*).

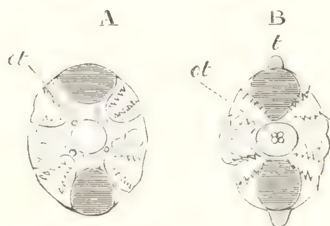


Fig. 84. Zwei Entwicklungsstadien von *Pleurobrachia*. (Nach AGASSIZ.) *ot*. Otolith; *t*. Tentakel.

Bei *Pleurobrachia* beobachtet man anfänglich nur einen Otolithen in jeder Ecke; allmählich werden dieselben gegen die Mitte der Blase hereingeschoben und dort befestigt, obgleich die vier blattförmigen Träger erst später auftreten. Die Zahl der Otolithen vermehrt sich das ganze Leben hindurch.

Das Gallertgewebe der Ctenophoren erscheint als eine homogene Schicht zwischen dem Epiblast und den Dotterzellen und ist wahrscheinlich homolog mit der bei allen übrigen Coelenteraten an derselben

Stelle gebildeten Schicht. In diese Schicht dringt eine Anzahl von mit einander anastomosirenden Zellen hinein, die hauptsächlich vom Epiblast, jedoch nach CHUN (174) theilweise auch vom Hypoblast abstammen. Diese Zellen scheinen zum grösseren Theile, wenn nicht sämmtlich (CHUN), contractiler Natur zu sein. Es ist wahrscheinlich, dass die grosse Masse des Gallertgewebes im fertigen Thiere eine von diesen Zellen gelieferte Intercellularsubstanz ist.

Alle die obenerwähnten Veränderungen vollziehen sich, während der Embryo noch in der Eikapsel eingeschlossen ist. Während ihres Verlaufs nimmt die oro-anale Axe, welche ursprünglich sehr kurz war, bedeutend an Länge zu (Fig. 83), so dass der Embryo eine ovale, derjenigen des ausgewachsenen Thieres ähnliche Form erlangt.

Die Zeit der Verlassung des Eies scheint nicht sehr constant zu sein, jedoch findet das Ausschlüpfen nicht eher statt, als bis der Embryo in Wirklichkeit alle Organe des Erwachsenen bekommen hat.

In der Mehrzahl der Typen sind die Verschiedenheiten zwischen der eben ausgeschlüpften Larve und der erwachsenen Form nur unbedeutend und in allen Fällen hat die Larve ungefähr eine ovale Form. Bei den Taeniaten (*Cestum* etc.) besitzt die Larve gleichfalls die charakteristische ovale Form, so dass die späteren Veränderungen beinah einer Metamorphose gleichkommen.

Die Larve der Lobatae, wie z. B. von *Eucharis, Bolina* etc., lässt sich kaum von derjenigen von *Pleurobrachia* unterscheiden und erfährt daher nach dem Ausschlüpfen beträchtliche Veränderungen.

Eucharis multicornis soll nach CHUN, während sie sich noch im Larvenzustande befindet, bereits geschlechtsreif werden.

Die neue Gattung *Ctenaria*, welche HAECKEL vor kurzem beschrieben hat und welche zwischen den Ctenophoren und den Medusen in der Mitte steht, beweist deutlich, dass die Ctenophoren näher mit den Medusen als mit den Actinozoen verwandt sind. Aus ihrer Entwicklung, ganz besonders aber aus dem Vorhandensein eines Stomodaeums geht jedoch hervor, dass sie zugleich (trotz des rudimentären Velums von *Ctenaria*) mit den Acraspedoten ebenso wie mit den Craspedoten Medusen Verwandtschaftsbeziehungen besitzen, und da ist denn wohl zu beachten, dass die Acraspeden unzweifelhaft mit den Actinozoen verwandt sind.

Zusammenfassung und allgemeine Betrachtungen.

Selbst im ausgewachsenen Zustande erheben sich die niederen Formen der Coelenteraten hinsichtlich der Complicirtheit des Baues nicht wesentlich über eine typische Gastrula. Die Ontogenie bringt nichtsdestoweniger das Vorhandensein einer Larvenform zur Kenntniss — der Planula —, welche mit beinah durchgreifender Constanz bei allen Gruppen, mit Ausnahme der Ctenophoren, wiederkehrt.

Wir sind daher wohl ziemlich zu der Annahme berechtigt, dass die Planula die Wiederholung einer freien Vorfahrenform der Coelen-

teraten ist. Wie dieselbe häufig vorkommt, stellt sie einen zweischichtigen, bewimperten, nahezu cylindrischen Organismus dar, mit zum mindesten rudimentärer Verdauungshöhle, die in der inneren Schicht ausgehöhlt ist, und in der Regel ohne Mund. In der äussern Schicht liegen zahlreiche Nesselzellen.

Wie viele von diesen Charakteren besassen nun die Vorfahrenformen der Planula? Ich glaube, es ist die Annahme nicht unrichtig, dass die einzigen beiden Charaktere, hinsichtlich deren man zweifelhaft sein könnte, der rudimentäre Zustand des verdauenden Hohlraumes und der Mangel eines Mundes sind. So paradox es auch scheinen mag, so halte ich es doch nicht für unmöglich, dass die Coelenteraten in der That einen Vorfahren besassen, bei welchem der Verdauungscanal physiologisch durch eine solide Masse von amoeboiden Zellen vertreten war. Dieser Vorfahre war vielleicht ausserdem auch noch den Turbellarien gemeinsam. Das constante Vorkommen von Nesselzellen in der inneren Schicht ihres Epiblasts stimmt auffallend mit ihrer Ableitung von einer der Planula ähnlichen Form überein, während der solide parenchymatöse Verdauungscanal von *Convoluta* und *Schizoprora* und andern Formen unter den Turbellarien, obgleich er sehr wahrscheinlich eine secundäre Bildung ist, sich doch vielleicht nach einer solchen Ansicht über ihren Ursprung erklären lässt.

Die Planula ist in ihrem primitiven Zustande nicht bilateral symmetrisch, allein häufig, wie z. B. bei den Actinozoen, flacht sie sich auf beiden Seiten ab, bevor sie sich in die ausgewachsene Form umzuwandeln beginnt. Vielleicht ist also die bilaterale Form der Planula der Ausgangspunkt sowohl für die Coelenteraten wie für die Turbellarien. In diesem Zusammenhang ist die eigenthümliche einseitige Entwicklung eines Tentakels bei *Scyphistoma* und *Actinia* bemerkenswerth.

Die Planula kommt bei der Mehrzahl der festsitzenden Formen der Hydrozoen, mit Ausnahme der *Tubularidae* und *Hydra*, vor. Sie ist auch für die Trachymedusen und Siphonophoren charakteristisch. Unter den Acraspeden kommt sie gleichfalls vor, zeigt aber einen abweichenden Entwicklungsgang, welcher im Zusammenhang mit den Keimblättern besprochen werden soll.

Sie bildet sodann die Regel sowohl bei den Octocorallen als den Hexacorallen, wird aber nicht bei den Ctenophoren angetroffen.

Bei den Tubulariden und bei *Hydra* führt eine abgekürzte Entwicklung ohne Zweifel zu dem Mangel eines freien Planulastadiums und der Mangel einer Larvenform bei den Ctenophoren mag sich, wie bereits dargethan wurde, wahrscheinlicher Weise ähnlich erklären lassen.

Die Coelenteraten zeichnen sich vor allen andern Metazoen durch die grösste Einfachheit in der Anordnung ihrer Keimblätter aus und aus diesem Grunde knüpft sich ein sehr grosses Interesse an die Art der Ausbildung der Blätter bei denselben. Durchweg findet man zwei Keimblätter, welche im allgemeinen dem Epiblast und Hypoblast entsprechen. Man möchte nun annehmen, dass ein gewisser

Grad von Gleichförmigkeit hinsichtlich der Bildungsweise dieser Blätter zu finden sein müsste. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Vielleicht bei der Mehrzahl der Formen differenziren sie sich durch einen Delaminationsprocess; allein in einer nicht unbeträchtlichen Minderzahl verdanken die beiden Blätter ihren Ursprung einer Invagination.

Die Delamination kommt regelmässig (mit der zweifelhaften Ausnahme von einigen Tubulariden) bei den Hydromedusen und den Siphonophoren vor. Sie ist vielleicht im grossen ganzen charakteristisch für die Actinozoen.

Invagination durch Embolie findet, soweit uns bekannt ist, constant bei den Acraspeden und häufig bei den Actinozoen statt, und eine epibolische Invagination charakterisirt die Ctenophoren.

Wenn wir den uns überlieferten Beobachtungen Vertrauen schenken dürfen, auf welche diese Zusammenfassung sich stützt — und wir sehen keinen Grund, warum dies im allgemeinen nicht zulässig wäre — so ist dem Schlusse nicht auszuweichen, dass von den eben erwähnten Entwicklungsformen die eine die primitive und die andere von derselben abgeleitet sein muss; denn sofern man diesen Schluss nicht annimmt, müsste man sich der absolut unzulässigen Hypothese eines zweifachen Ursprungs für die Coelenteraten anschliessen.

Aus diesen Betrachtungen entspringen für uns zwei Fragen:

Erstens: was ist das primitive, Delamination oder Invagination?

Zweitens: auf welche Weise leitet sich die eine von der andern ab?

Es lässt sich sehr viel zu Gunsten sowohl der Delamination als der Invagination vorbringen, allein es wird passender sein, jede Besprechung dieser Fragen bis auf das allgemeine Capitel über die Bildung der Keimblätter im ganzen Thierreich zu verschieben.

Die Hypoblastzellen sind oft mit Dottermaterial angefüllt und dadurch werden secundäre Abänderungen in der Entwicklung eingeführt. Die wichtigsten Beispiele solcher Abänderungen findet man bei den Siphonophoren und Ctenophoren.

Die einfachsten Formen unter den Hydrozoen zeigen noch keine Spur eines dritten Blattes oder eines Mesoblasts. Das Epiblast besteht typisch, wie zuerst von KLEINENBERG gezeigt wurde, aus einer Epithelschicht und einer subepithelialen Schicht von interstitiellen Zellen. Die Zellen der ersteren sind häufig in Muskel- oder Nervenausläufer ausgezogen und diejenigen der letzteren geben den Nesselzellen und den Fortpflanzungsorganen, in einzelnen Fällen auch Muskeln den Ursprung[1]. In vielen Fällen aus allen Gruppen der Coelenteraten, und stets bei den Ctenophoren, erscheint das Epiblast vereinfacht und auf eine einzige Schicht reducirt. Das Hypoblast erleidet in den meisten Fällen keine so weitgehende Differenzirung, sondern stellt einfach eine drüsige, den Leibesraum und seine Verlängerungen in die Tentakel auskleidende Schicht dar; bei den

[1]) Die Frage bezüglich der Fortpflanzungsorgane der Coelenteraten wird im zweiten Theile dieses Werkes besprochen werden.

Actinozoen aber scheint sie den Muskeln den Ursprung zu geben und es sind gewichtige Zeugnisse dafür beigebracht worden, dass aus ihr bei einzelnen Gruppen auch die Fortpflanzungsorgane hervorgehen.

Zwischen Epiblast und Hypoblast scheint sich stets eine structurlose Lamelle einzuschieben.

Bei vielen Coelenteraten beobachtet man noch fernere Differenzirungen des Epiblasts. Bei manchen Formen geht aus dieser Schicht ein hartes äusseres Skelet hervor. Dieses ist unter den Hydrozoen weit verbreitet, wo es in der Mehrzahl der Fälle die Form des hornigen Perisarks und bei den Hydrocorallen (*Millepora* und *Stylasteridae*) diejenige eines harten Kalkskelets annimmt. Bei diesen Formen ist das Skelet, obgleich es dem mesoblastischen Skelet der Actinozoen ausserordentlich gleicht, doch epiblastischen Ursprungs, wie von Moseley (164) nachgewiesen wurde.

Bei den Actinozoen bildet ein epiblastisches Skelet die Ausnahme und nach den meisten Angaben soll es sogar vollständig fehlen. Jedoch hat ganz vor kurzem v. Koch (167) gefunden, dass das axiale verzweigte Skelet der meisten Gorgoniden, nämlich der *Gorgoninae* und *Isidinae*, durch ein Epithel vom Coenosark geschieden wird, das er als aus dem Epiblast entsprungen betrachtet und welchem ohne Zweifel das Axenskelet seine Entstehung verdankt. Ein ähnliches Epithel umgibt die Axe der Pennatuliden.

Bei den Medusen entsteht aus dem Epiblast überdies ein Centralnervensystem, welches jedoch beständig noch einen wesentlichen Bestandtheil der Schicht darstellt, und ferner die speciellen Sinnesorgane [1]).

Eine specielle Differenzirung des Hypoblasts findet sich in der soliden Axe der Tentakel. Diese Axe ersetzt die Fortsetzung des Leibesraumes, welche bei manchen andern Formen zu finden ist, und die sie zusammensetzenden Zellen differenziren sich zu einem chordaähnlichen Gewebe, welches die Function eines Skelets hat und nicht weiter mit der Ernährung zusammenhängt. Diese Axe wird von Manchen zu den mesoblastischen Gebilden gerechnet.

Bei sämmtlichen höheren Coelenteraten lagern sich zwischen Epiblast und Hypoblast gewisse Gewebe ein, die man zusammen als Mesoblast bezeichnen kann.

Die wichtigsten derselben sind

1) die verschiedenen Muskelschichten,
2) das Gallertgewebe der Medusen und Ctenophoren,
3) das skeletogene Gewebe der Actinozoen.

In den meisten Fällen hängen die Muskelfasern mit Epithelialzellen zusammen, aber bei gewissen Formen der Medusen und bei der Mehrzahl, wenn nicht bei allen Actinozoen stellen sie eine besondere Schicht dar, welche sogar manchmal durch eine structurlose Membran vom Epiblast getrennt sein kann (*Aequorea Mitrocoma*).

[1]) Die Differenzirung des Nerven- und Muskelsystems bei den Hydrozoen wird gleichfalls im zweiten Theile dieses Werkes erörtert werden.

Solche Schichten sind, wenn sie auf der Aussenseite der das Epiblast und das Hypoblast von einander sondernden Membran liegen, unzweifelhaft epiblastischen Ursprungs, allein bei den Actinozoen liegen sie in manchen Fällen dem Hypoblast auf und stammen daher sehr wahrscheinlich von dieser Schicht ab.

Der Ursprung des Gallertgewebes ist immer noch in tiefes Dunkel gehüllt.

Dasselbe entsteht als homogene Schicht zwischen Epiblast und Hypoblast und bekommt bei den Hydromedusen niemals einen zelligen Bau, obgleich es von elastischen Fasern durchzogen wird.

Bei den Acraspeden enthält es anastomosirende Zellen, welche im allgemeinen augenscheinlich (CLAUS) vom Hypoblast abstammen, und bei den Ctenophoren zeigt es einen reichlichen Antheil an sternförmigen Muskelzellen, welche zum grössten Theil epiblastischen Ursprungs sind, obgleich CHUN nachgewiesen hat, dass einige auch vom Hypoblast herkommen. Im ganzen ist es wohl wahrscheinlich, dass man das Gallertgewebe als ein Product der beiden primären Blätter zu betrachten hat, und es finden sich sogar manche Gründe für die Ansicht, dass es nichts anderes als eine ungeheure Entfaltung der Membran sei, welche stets zwischen die beiden primären Schichten eingelagert ist. Wir müssen jedoch in Erinnerung behalten, dass sich eine Membran, welche die Brüder HERTWIG als das Aequivalent der gewöhnlich zwischen Epiblast und Hypoblast liegenden Membran betrachten, in der Regel auf beiden Oberflächen des Gallertgewebes bei den Medusen nachweisen lässt. Die skeletogene Schicht der Actinozoen ist wahrscheinlich das morphologische Homologon des Gallertgewebes. Allein die vorhandenen Thatsachen sprechen im ganzen mehr zu Gunsten der Ansicht, dass die Bindegewebszellen, welche darin enthalten sind, vom Epiblast herstammen. Es geht daraus das Skelet der Hexacoralla, das Spicularskelet von *Alcyonium*, das Axenskelet von *Corallium* und das Skelet der *Helioporidae* und *Tubiporidae* hervor.

Generationswechsel.

Ein Generationswechsel kommt als Regel bei den Hydrozoen vor und etwas demselben Analoges hat man auch bei *Fungia* unter den Actinozoen gefunden. Dagegen ist uns nichts von seinem Vorkommen bei den Ctenophoren bekannt.

Der interessanteste Punkt, welcher sich an sein Vorhandensein bei den Hydromedusen und Siphonophoren knüpft, ist die Thatsache, dass sich seine Entstehung auf eine Arbeitstheilung in den für diese Typen so charakteristischen Colonialsystemen von Zooiden zurückführen lässt.

Bei den Hydromedusen besonders lässt sich eine interessante Reihe von Beziehungen zwischen dem Generationswechsel und der Sonderung der Zooiden in Gonophoren (Geschlechtsthiere) und Trophosomen (Nährthiere) nachweisen. Bei *Hydra* finden sich die ge-

schlechtlichen und ernährenden Functionen auf einem und demselben Individuum vereinigt. Die Geschlechtsknospen dürfen, wie Kleinenberg sehr richtig dargethan hat, nicht als rudimentäre Gonophoren betrachtet werden, sondern man muss dieselben mit den Genitalstreifen vergleichen, welche sich bei den Medusen in der Umgebung gewisser Abschnitte des Gastrovascularsystems entwickeln. Ein Zustand gleich demjenigen der *Hydra*, in welchem das Ei unmittelbar eine dem Erzeuger ähnliche Form entstehen lässt, ist ohne Zweifel der primitive, obgleich es nicht ebenso gewiss ist, dass *Hydra* selbst eine primitive Form darstellt. Die Beziehungen von *Hydra* zu den Tubulariden und Campanulariden kann man sich am besten klar machen, wenn man annimmt, dass bei einer *Hydra* die meisten gewöhnlichen Knospen sich nicht mehr ablösten, so dass daraus eine zusammengesetzte Hydra entstehen würde, dass aber zu gewissen Zeiten besonders entwickelte Knospen ihre ursprüngliche Fähigkeit der Ablösung beibehielten und nachträglich Fortpflanzungsorgane ausbildeten, während die gewöhnlichen Knospen ihre Geschlechtsfunction ganz verloren hätten.

Es würde nun offenbar für die Species von Vortheil sein, wenn die abgelösten, mit Fortpflanzungsorganen versehenen Knospen frei beweglich wären, so dass sie die Species so weit als möglich ausbreiten könnten, und solche Knospen würden schon in Folge ihrer freien Existenz naturgemäss eine höhere Organisation erlangen als die festsitzenden Trophosomen. Es ist nun sehr leicht einzusehen, wie vermöge einer Reihe von Fortschritten, wie ich sie oben angedeutet habe, eine Theilung der Arbeit eintreten könnte, und es ist klar, dass die von den höher organisirten Gonophoren erzeugten Embryonen wieder in eine festsitzende Form übergehen müssten, aus welcher die festsitzende Colonie hervorsprossen würde. Auf diese Weise wäre ein Generationswechsel als nothwendige Folge einer solchen Theilung der Arbeit zur Ausbildung gekommen. Um die hier gegebene Erklärung zu prüfen, müssen wir die wichtigsten Thatsachen in Betreff des Generationswechsels bei den Hydromedusen kurz noch einmal überblicken.

Hydromedusae [1]). Bei vielen Formen der Tubulariden, Sertulariden und Campanulariden werden Medusenknospen erzeugt, welche sich ablösen und Geschlechtsorgane entwickeln.

Solche Medusen lassen sich in zwei Gruppen scheiden, die *Ocellata* und die *Vesiculata*, je nach der Beschaffenheit der Sinnesorgane an ihrem Schirmrand. Bei den Ocellata nämlich haben die Sinnesorgane die Form von Augen, bei den Vesiculata dagegen die von Gehörbläschen. Die letzteren scheinen gewöhnlich von den Campanularienstöckchen hervorzusprossen und ihre Geschlechtsorgane als faltige Bänder über die Radiärcanäle auszubreiten. Diese Bänder sind von Allman als rudimentäre Gonophoren betrachtet worden und er nennt deshalb die Medusen, welche solche Ge-

[1]) Eine ausführliche Behandlung dieses Gegenstandes findet der Leser in der schönen Abhandlung von Allman (No. 149).

bilde zeigen, *Blastochemen.* Er glaubt, dieselben repräsentirten einen verwickelteren Typus des Generationswechsels mit drei statt nur mit zwei Generationen in einem Cyklus. Die Brüder HERTWIG haben jedoch meiner Ansicht nach schlagende Gründe beigebracht, welche diese Ansicht zurückweisen, und gezeigt, dass die Geschlechtsorgane dieser Typen denjenigen der gewöhnlichen Typen durchaus gleichen.

Bei manchen Formen aber lösen sich die Medusenknospen, obgleich sie vollständig entwickelt sind, doch nicht ab; mögen sie sich ablösen oder nicht, jedenfalls kann man solche Formen als phanerokodonische Gonophoren bezeichnen. Bei anderen Formen dagegen beginnen zwar die Knospen sich so auszubilden, als ob sie zu Medusen werden sollten, sie erreichen aber niemals diesen Zustand, sondern verharren dauernd auf einer niedrigen Entwicklungsstufe. Diese sind von ALLMAN als adelokodonische Gonophoren bezeichnet worden.

In allen den gedachten Fällen schieben sich zum mindesten zwei Generationen zwischen je zwei aufeinanderfolgende geschlechtliche Perioden ein, nämlich:

(1) Ein Trophosom, welches direct aus dem Ei hervorging;

(2) ein aus dem ersteren hervorsprossendes Gonophor.

Bei einer grossen Anzahl von Typen entwickeln sich die Gonophoren nicht direct am Hydroidenstöckchen, sondern sie entstehen an besonders modificirten Zooiden, welche rudimentären Trophosomen gleichen und daher von ALLMAN Blastostylen genannt wurden. An den Seiten jedes Blastostyls entwickelt sich gewöhnlich eine ganze Reihe von Gonophoren. Die Blastostylen bleiben entweder unbedeckt, wie bei sämmtlichen Gymnoblastischen oder Tubularia-artigen Hydroiden, oder sie werden wie bei den Calyptoblastischen Hydroiden *(Sertularidae* und *Campanularidae)* von einem besonderen Gehäuse umhüllt (dem sogenannten Gonangium), welches aus Perisark besteht, das von Epiblast ausgekleidet wird. Bei den Formen mit Blastostylen sind also drei Generationen zwischen zwei aufeinanderfolgende Stadien geschlechtlicher Fortpflanzung eingeschoben: 1) das Trophosom, welches sich direct aus dem Eie entwickelt; 2) der aus diesem hervorsprossende Blastostyl, und 3) das Gonophor, das aus dem Blastostyl hervorsprosst.

Wenn dies die wesentlichsten Thatsachen sind, welche beweisen, dass der jetzige Zustand des Polymorphismus bei den Hydromedusen so zu erklären ist, wie oben hypothetisch dargelegt wurde, so muss doch immer noch bewiesen werden, dass 1) die freien medusenförmigen Gonophoren in der That nur modificirte Trophosomen sind, oder vielmehr dass die Trophosomen sowohl als die Gonophoren nur Abänderungen irgend eines gemeinsamen Typus darstellen, und 2) dass die sogenannten adelokodonischen festsitzenden Gonophoren rückgebildete Abkömmlinge der freien medusenförmigen Gonophoren sind. So lange diese Punkte sich nicht feststellen lassen, könnte man immer noch behaupten, die Medusen seien besonders ausgebildete Zooiden, welche sich *de novo* ent-

wickelt hätten und nicht durch eine Modification von trophosomen Zooiden entstanden wären. Es würde mich jedoch allzuweit in das Gebiet der eigentlichen Vergleichenden Anatomie hineinführen, wenn ich diese Sätze hier ausführlich darlegen wollte, und ich begnüge mich daher, den Leser auf die Discussion der Brüder HERTWIG über diesen Gegenstand hinzuweisen (No. 146, S. 62), wo nach meiner Ansicht der erstere Punkt vollständig klargelegt ist. Bezüglich des zweiten Punktes will ich nur hinzufügen, dass die Structur und Entwicklung der adelokodonischen Gonophoren sich nur auf Grund der Annahme erklären lässt, dass sie rückgebildete Formen der phanerokodonischen Gonophoren sind, während die entgegengesetzte Ansicht, dass die letzteren von den adelokodonischen abstammten, zu einer ganzen Reihe unhaltbarer Sätze führt.

Die Trachymedusen entwickeln sich, wie bereits oben gezeigt wurde, auf directem Wege, sie stammen höchst wahrscheinlich von Gonophoren ab, bei welchen die Trophosomen aus dem Entwicklungscyklus verschwunden sind.

Fassen wir das Obige noch einmal kurz zusammen, so finden wir drei Typen der Entwicklung bei den Hydromedusen.

1) Kein Generationswechsel. Die bleibende Form ist ein geschlechtliches Trophosom. *Ex. Hydra.*

2) Generationswechsel. Trophosom festsitzend, Gonophor frei oder befestigt. *Ex.* Gymnoblastische und Calyptoblastische Hydroiden, und die Hydrocoralla.

3) Kein Generationswechsel. Die bleibende Form eine geschlechtliche Meduse. *Ex.* Trachymedusen.

Siphonophora. Bei den Siphonophoren verläuft der Generationswechsel auf ähnliche Weise wie bei den Hydromedusen, nur dass den Ausgangspunkt eine Meduse zu bilden scheint. Die Gonophoren können sitzen bleiben oder sich ablösen.

Acraspeda. Mit der einzigen Ausnahme von *Pelagia*, bei welcher die Entwicklung nur zu einer einfachen Metamorphose führt, erleiden alle Acraspeda eine Form des Generationswechsels. Das Ei entwickelt sich, wie bereits beschrieben wurde, zu einer festsitzenden Form — dem Scyphistoma —, welche sich auf ungeschlechtlichem Wege durch normale Knospung vermehrt und sogar eine dauernde Colonie bilden kann. Die Entstehung der geschlechtlichen Meduse findet vermöge einer Art von Strobilabildung des festsitzenden Scyphistoma statt. Rings um den Körper bildet sich unterhalb des Mundes eine Reihe querer Einschnürungen, wodurch derselbe in einander ähnliche Ringe zerlegt wird, aus deren jedem schliesslich eine Meduse hervorgeht, die als *Ephyra* bezeichnet wurde (Fig. 85). An jedem dieser Ringe findet sich eine Erweiterung des Magenraumes und ein Stück von jedem der vier rudimentären Mesenterien, wie sie oben im Zusammenhang mit der Entwicklung des Scyphistoma beschrieben wurden. Indem nun die Einschnürungen immer tiefer werden, erlangen die Segmente des Körpers zwischen denselben scheibenähnliche Gestalt und ihre Ränder ziehen sich in acht Lappen aus, welche Fortsätze des Leibes-

hohlraumes enthalten (Fig. 85 *C*). Die untere Fläche jeder Scheibe, welche die spätere aborale Oberfläche der Meduse darstellt, wird convex, theilweise in Folge der Entwicklung von Gallertgewebe. An der gegenüberliegenden Fläche bildet sich eine Muskelschicht. Während des ganzen geschilderten Processes wächst der Körper des Scyphistoma allmählich in die Länge, wobei er immer noch fortfährt, sich in Segmente abzuschnüren, so dass ununterbrochen eine Reihe von Ephyren entsteht, von welchen die der Basis zunächstliegenden die jüngsten sind. Der ursprüngliche terminale Tentakelring des Scyphistoma verschwindet mit der Zeit.

Bei der weiteren Ausbildung der Ephyren theilt sich jeder der acht Randlappen an seinem Ende in zwei Aeste.

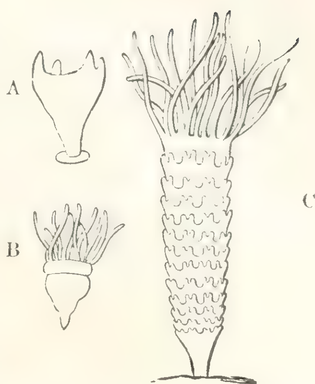


Fig. 85. Drei Stadien des Generationswechsels von *Aurelia aurita*. (Nach GEGENBAUR.)
A. Polypenstadium.
B. Beginn der Strobilabildung.
C. Nach Vollendung derselben.

Wenn nun die Ephyren nach einander diesen Zustand erreicht haben, so lösen sie sich ab und gehen dann durch eine Reihe merkwürdiger Veränderungen, welche nahezu einer Metamorphose gleichkommen und namentlich von einer ausserordentlichen Zunahme des Umfangs begleitet sind, in den ausgewachsenen Zustand über.

Der Generationswechsel bei den Acraspeden lässt sich nicht so einfach erklären wie bei den Hydromedusen, obgleich das Princip wahrscheinlich in beiden Fällen das gleiche ist.

Actinozoa. Unter den Actinozoen findet sich bei *Fungia* ein eigenthümlicher Process, welcher, wie SEMPER gezeigt hat (171), in mancher Beziehung dem Generationswechsel analog erscheint[1]). Aus der Larve entwickelt sich ein Ammenstock, an dessen Ende eine becherartige Koralle als Knospe entsteht, welche dem ausgewachsenen Thiere gleicht. Diese Knospe löst sich ab und geht in der That in eine bleibende geschlechtliche *Fungia* über. Darauf bildet sich jedoch an dem Ammenstock eine neue Knospe auf der Mitte der durch die Ablösung der älteren entstandenen Narbe. Die neue Knospe löst sich schliesslich gleichfalls von dem Ammenstock ab, indem sie einen kleinen Theil ihres Stammes zurücklässt. Jede spätere Knospe lässt ebenso einen Theil ihres Stammes zurück, so dass der Ammenstock am Ende ein gegliedertes Aussehen bekommt. In dem geschilderten Vorgange haben wir offenbar wie bei den Hydromedusen eine ungeschlechtliche Form (den Ammenstock) vor uns, welche unmittelbar aus der Larve hervorging und ihrerseits durch Knospung einer geschlechtlichen Form den Ursprung gibt. Es sind daher alle Bedingungen eines Generationswechsels erfüllt. Jedoch scheint es möglich, dass schliesslich der Ammenstock selbst noch geschlechtlich wird.

[1]) Siehe auch MOSELEY. *Notes by a Naturalist of the Challenger*, S. 524 u. 525.

LITERATUR.

Coelenteraten im allgemeinen.

145) Alex. Agassiz. *Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Anatomy at Harvard College*, No. II. American Acalephae. Cambridge, U. S., 1865.

146) O. und R. Hertwig. *Der Organismus der Medusen u. seine Stellung zur Keimblättertheorie.* Jena, 1878.

147) A. Kowalevsky. „Untersuchungen über d. Entwicklung d. Coelenteraten." *Nachrichten d. kaiserl. Gesellsch. d. Freunde d. Naturerkenntniss, d. Anthropologie u. Ethnographie.* Moskau, 1873. (Russisch.) Auszug siehe in „*Jahresberichte d. Anat. u. Phys.*" (Hoffmann u. Schwalbe), 1873.

Hydrozoa.

148) L. Agassiz. *Contributions to the Natural History of the United States of America.* Boston, 1862. Vol. IV.

149) G. J. Allman. *A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids.* Ray Society, 1871—72.

150) G. J. Allman. „On the structure and development of Myriothela." *Phil. Trans.*, Vol. CLXV. p. 2.

151) P. J. van Beneden. „Mém. sur les Campanulaires de la Côte d'Ostende considérés sous le rapport physiologique, embryogénique, et zoologique." *Nouv. Mém. de l'Acad. de Brux.*, Tom. XVII. 1844.

152) P. J. van Beneden. „Recherches sur l'Embryogénie des Tubulaires et l'histoire naturelle des différents genres de cette famille qui habitent la Côte d'Ostende." *Nouv. Mém. de l'Acad. de Brux.*, Tom. XVII. 1844.

153) C. Claus. „Polypen u. Quallen d. Adria." *Denkschr. d. math.-naturwiss. Classe d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien*, Vol. XXXVIII. 1877.

154) J. G. Dalyell. *Rare and Remarkable Animals of Scotland.* London, 1847.

155) H. Fol. „Die erste Entwicklung des Geryonideneies." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VII. 1873.

156) Carl Gegenbaur. *Zur Lehre vom Generationswechsel u. der Fortpflanzung bei Medusen u. Polypen.* Würzburg, 1854.

157) Thomas Hincks. „On the development of the Hydroid Polypes, Clavatella and Stauridia; with remarks on the relation between the Polype and the Medusoid, and between the Polype and the Medusa." *Brit. Assoc. Rep.*, 1861.

158) E. Haeckel. *Zur Entwicklungsgeschichte d. Siphonophoren.* Utrecht, 1869.

159) Th. H. Huxley. *Oceanic Hydrozoa.* Ray Society, 1858.

160) Geo. Johnston. *A History of British Zoophytes.* Edinb. 1838. 2nd Edition. 1847.

161) N. Kleinenberg. *Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung.* Leipzig, 1872.

162) El. Metschnikoff. „Ueber die Entwicklung einiger Coelenteraten." *Bull. de l'Acad. de St. Pétersbourg*, XV. 1870.

163) El. Metschnikoff. „Studien über Entwicklungsgeschichte der Medusen u. Siphonophoren." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIV. 1874.

164) H. N. Moseley. „On the structure of the Stylasteridae." *Phil. Trans.* 1878.

165) F. E. Schulze. *Ueber den Bau u. die Entwicklung von Cordylophora lacustris.* Leipzig, 1871.

Actinozoa.

166) Al. Agassiz. „Arachnitis (Edwardsia) brachiolata." *Proc. Boston Nat. Hist. Society*, 1860.

167) v. Koch. „Das Skelet der Alcyonarien." *Morpholog. Jahrbuch*, Bd. IV. 1878.

168) A. Kowalevsky. „Zur Entwicklung der Alcyoniden Sympodium coralloides und Clavularia crassa." *Zoologischer Anzeiger*, No. 38, 1879.

169) H. Lacaze Duthiers. *Histoire nat. du Corail.* Paris, 1864.

170) H. Lacaze Duthiers. „Développement des Coralliaires." *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, Vol. I. 1872 und Vol. II. 1873.

171) C. Semper. „Ueber Generationswechsel bei Steinkorallen etc." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXII. 1872.

Ctenophora.

172) Alex. Agassiz. „Embryology of the Ctenophorae." *Mem. of the Amer. Acad. of Arts and Sciences*, Vol. X. No. 111. 1874.

173) G. J. Allman. „Contributions to our knowledge of the structure and development of the Beroidae." *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, Vol. IV. 1862.

174) C. Chun. „Das Nervensystem u. die Musculatur der Rippenquallen." *Abhandl. d. Senkenberg. Gesellsch.*, Bd. XI. 1879.

175) C. Claus. „Bemerkungen über Ctenophoren u. Medusen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XIV. 1864.

176) H. Fol. *Ein Beitrag zur Anat. u. Entwickl. einiger Rippenquallen.* 1869.

177) C. Gegenbaur. „Studien über Organis. u. System der Ctenophoren." *Archiv f. Naturgesch.*, XXII. 1856.

178) A. Kowalevsky. „Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen." *Mém. Acad. St. Pétersbourg*, VII. série, Tom. X. No. 4. 1866.

179) J. Price. „Embryology of Ciliogrades." *Proceed. of British Assoc.*, 1846.

180) C. Semper. „Entwicklung d. Eucharis multicornis." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. IX. 1858.

VII. CAPITEL.

PLATYELMINTHES[1]).

TURBELLARIA.

Obgleich es vielleicht keine Gruppe im Thierreich gibt, deren Entwicklungsgeschichte eine eingehende Untersuchung besser lohnen würde als die Turbellarien, so haben sich doch bisher jedem Versuche dieser Art allzu grosse Schwierigkeiten entgegengestellt.

Die Rhabdocoelen und Dendrocoelen des Süsswassers erleiden keinerlei Metamorphose und verlassen das Ei schon in einem Zustande, in welchem sie ihrem allgemeinen Aussehen nach nicht leicht von Infusorien zu unterscheiden sind. Zahlreiche marine Dendrocoelen entwickeln sich gleichfalls direct, während, wie zuerst von JOH. MÜLLER gezeigt wurde, andere marine Dendrocoelen eine mehr oder weniger complicirte Metamorphose durchmachen.

Marine Dendrocoelen. Unter den marinen Dendrocoelen, welche nicht eine Metamorphose erleiden, ist die am vollständigsten untersuchte Form *Leptoplana tremellaris* (s. KEFERSTEIN, No. 187, und HALLEZ, No. 185).

Die Eier werden von grossen eiweissigen Kapseln umgeben, welche durch eine besondere Drüse abgesondert wurden. Sie werden zu gleicher Zeit in grosser Anzahl abgelegt und hängen mit einander zusammen, so dass sie Massen bilden, welche den Eierschnüren der nudibranchiaten Mollusken ähnlich sind.

1) I. Turbellaria.
   1. Dendrocoela.
   2. Rhabdocoela.

II. Nemertea.
   1. Anopla.
   2. Enopla.

III. Trematoda.
   1. Distomeae.
   2. Polystomeae.

IV. Cestoda.

Innerhalb der Kapsel flottirt das Ei frei umher und erfährt nun eine Furchung, die in vielen Hinsichten dem charakteristischen Molluskentypus gleicht. Das Ei theilt sich zunächst in zwei und dann in vier Theile und von jedem der letzteren schnürt sich darauf ein kleines Segment ab. Die vier kleinen Segmente, welche das Epiblast zu liefern scheinen, nehmen durch Theilung an Zahl zu und umhüllen allmählich die grossen Segmente[1]), so dass also offenbar eine epibolische Invagination stattfindet. Zwischen den kleinen und den grossen Zellen findet sich eine Furchungshöhle (Fig. 86 *A* und *B*). Zu der Zeit, wo zwölf Epiblastzellen vorhanden sind, theilt sich jede der vier grossen Zellen in zwei ungleiche Theile (Hallez), Fig. 86 *A*. Auf diese Weise entstehen vier grosse (*hy*) und vier kleine Zellen (*m*). Die letzteren liegen an dem den Epiblastzellen gegenüberliegenden Eipol und liefern später das Mesoblast, während die vier grossen Zellen als das Hypoblast übrig bleiben.

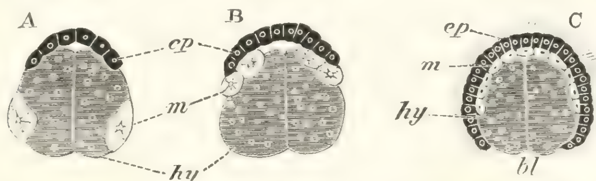


Fig. 86. Querschnitte durch das Ei von *Leptoplana tremellaris* auf drei verschiedenen Entwicklungsstufen. (Nach Hallez.)
ep. Epiblast; *m*. Mesoblast; *hy*. Dotterzellen (Hypoblast); *bl*. Blastoporus.

Im weitern Verlaufe der Umwachsung der Hypoblastzellen durch das Epiblast wandern die Mesoblastzellen allmählich gegen den Bildungspol hin (Fig. 86 *B*). Während dieses Vorganges theilen sie sich zunächst mehrfach, so dass sie vier gerade Streifen darstellen, schliesslich aber vereinigen sie sich zu einer continuirlichen Schicht zwischen Epiblast und Hypoblast, welche die ursprüngliche Furchungshöhle ausfüllt (Fig. 86 *C*, *m*).

Noch vor dem Abschluss der Epibolie kommt eine dicht gedrängte Schicht von feinen Wimpern zum Vorschein, welche eine Rotation des Embryos innerhalb der Eikapsel verursachen. Während der gedachten Veränderungen entsteht durch Theilung einer der vier schon vorhandenen Hypoblastzellen eine fünfte und auf einer spätern Stufe gehen aus vier solchen Hypoblastzellen innerhalb des beinah geschlossenen Blastoporusfeldes vier kleinere Zellen hervor. Im Zusammenhange mit diesen Zellen bildet sich dann nachträglich eine vollständige Hypoblastwandung, welche die ursprünglichen grossen Hypoblastzellen umschliesst. Die letzteren werden später zu einer Art Dottermasse aufgelöst.

Durch Vergleichung mit anderen Typen lässt sich als wahr-

[1]) Es ist sehr wahrscheinlich, obgleich nicht direct beobachtet, dass das Wachsthum der Schicht von kleinen Zellen unterstützt wird durch Bildung neuer Zellen aus den Hypoblastkugeln hervor.

scheinlich darthun, dass die Wandung des Darmrohres durch einen Process continuirlicher Knospung kleiner Zellen aus den grossen entsteht, welcher eben mit der Bildung der obenerwähnten vier Zellen begann.

Der Blastoporus verschliesst sich beinah vollständig, ob er aber in den Mund übergeht, der an derselben Stelle sich bildet, liess sich nicht feststellen. Vor dem Munde kommt ein kleines und sehr rasch vorübergehendes Rudiment einer Oberlippe zum Vorschein. Der vorstülpbare Pharynx entsteht nach HALLEZ' Angabe als hypoblastisches Gebilde, während seine Scheide epiblastischen Ursprungs ist. Zwei Augenpaare und die oberen Schlundganglien entwickeln sich gleichfalls schon frühzeitig.

Die peripherische bewimperte Schicht von kleineren Zellen theilt sich sodann in zwei Lagen, von denen die äussere bewimpert bleibt und das eigentliche Epiblast darstellt, während die innere wahrscheinlich zur Cutis wird. In ihr entstehen stäbchenförmige Körperchen, welche den Nesselzellen der Coelenteraten homolog zu sein scheinen, so dass also, wenn die im vorhergehenden Capitel hinsichtlich der Aehnlichkeit der Larven von Turbellarien und Coelenteraten aufgestellten Ansichten richtig sind, die Cutis mit der tieferen Schicht des Epiblasts der Coelenteraten übereinstimmt. Das Mesoblast scheidet sich gleichfalls wie das Epiblast in zwei Schichten. Die äussere liefert die Rings- und Längsmuskeln, die innere geht in ein Netzwerk von Muskelfasern über, dessen Zwischenräume die parenchymatöse Leibeshöhle darstellen.

Die späteren Veränderungen sind nicht von wesentlicher Bedeutung. Kurze Zeit nach der Bildung des Mundes und der Ganglien kommen zwei Paare von steifen Haaren an den Seiten des Körpers zum Vorschein. Um diese Zeit hat der Embryo so zugenommen, dass er seine Kapsel vollständig ausfüllt, in welcher er jedoch rasch zu rotiren fortfährt und auch active Zusammenziehungen zu zeigen beginnt. Bald darauf schlüpft er aus und geht aus der kugeligen in eine abgeflachte Form über. Die ventrale Mundöffnung liegt anfänglich in der Mitte, bald aber wird sie in Folge ungleichen Wachsthums gegen das hintere Ende des Körpers verlagert. Die Paare von steifen Haaren nehmen in der Zwischenzeit bedeutend an Zahl zu. Jetzt verschwinden auch die letzten Reste der Dotterzellen und die Wandung des Darmrohres wird deutlicher ausgebildet. Der Nahrungscanal, welcher anfänglich einen einfachen Umriss hat wie derjenige von rhabdocoelen Turbellarien, nimmt bald darauf eine verzweigte Form an. Nach diesen Veränderungen gleicht das junge Thier bereits sehr seinem Erzeuger, mit Ausnahme des Besitzes von nur zwei Paar Augen und des Mangels von Geschlechtsorganen.

Von den Typen mit einer vollständigen Metamorphose sind die freien Larven von verschiedenen Arten von *Thysanozoon* durch JOH. MÜLLER (190) und MOSELEY (189) beobachtet worden, während HALLEZ die vollständige Entwicklung von *Eurylepta auriculata* studirt hat.

Die bei dem letzteren Typus innerhalb des Eies durchlaufenen Stadien stimmen vollständig mit den bereits von *Leptoplana* beschriebenen überein. Nach der Bildung des Mundes verlängert sich der Körper, bleibt jedoch dabei cylinderförmig. An der Vorderseite des Mundes bildet sich eine Falte, aus welcher eine grosse Oberlippe hervorgeht. Darauf entstehen zwei hintere Fortsätze und bald noch andere, welche die Gesammtheit der die freie Larve auszeichnenden Lappen darstellen. Und nun schüttelt der Embryo seine Eihaut durch eine Reihe kräftiger Zusammenziehungen ab. Wenn er sich freigemacht hat, so zeigt er die in der nebenstehenden Figur (Fig. 87) dargestellte Form.



Fig. 87. Larve von *Eurylepta auriculata*, unmittelbar nach dem Ausschlüpfen, von der Seite gesehen. (Nach HALLEZ.) *m*. Mund.

Dieselbe ist so sehr den Larven von MÜLLER (Fig. 88) und MOSELEY ähnlich, dass wir alle drei zusammen besprechen können.

Der Körper ist ungefähr eiförmig mit schwach zugespitztem hinterem Ende. Am Vorderende liegen die Augen, zwei bei der jüngsten Larve von MÜLLER und zwölf bei der älteren Larve (Fig. 88), während in der Mitte der Ventralfläche der Mund liegt. Derselbe wird von einer starken Falte umgeben und führt in einen Nahrungscanal, welcher anfänglich einfach ist, bei den älteren Larven aber vielfach verzweigt erscheint. Vorn liegt ein zweilappiges Ganglion, das mit zwei Nervensträngen zusammenhängt. Das oberflächliche Epithel ist bewimpert und unterhalb desselben liegt eine Zellenschicht (Cutis), welche von dem primitiven Epiblast abstammt und in welcher die gewöhnlichen Stäbchen sich ausbilden (HALLEZ). Die wichtigste Eigenthümlichkeit der Larve besteht in dem Vorhandensein verlängerter, mit langen Wimpern bedeckter Fortsätze, welche dergestalt durch ein bewimpertes Band mit einander verbunden sind, dass das Ganze zusammen, wenigstens bei MÜLLER's Larve, **eine lappige praeorale Wimperschnur** darstellt. Diese Wimperschnur ist auf den Abbildungen von HALLEZ nicht ganz so deutlich wiedergegeben. MÜLLER's jüngste Larve war mit acht sehr langen Lappen versehen; drei derselben waren dorsal, nämlich ein medianer vorderer und zwei seitliche, weiter zurückliegend, drei waren ventral, nämlich ein medianer vor dem Munde, der eine

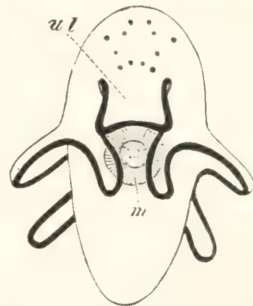


Fig. 88. Müller's Turbellarienlarve (wahrscheinlich von *Thysanozoon*, von der Bauchfläche betrachtet. (Nach MÜLLER) Die Wimperschnur ist durch die schwarze Linie angedeutet. *m*. Mund; *u.l.* Oberlippe.

grosse Oberlippe bildete, und zwei Fortsätze zu den Seiten des Mundes. Die Achtzahl wird durch zwei seitliche Fortsätze des Körpers vervollständigt. Sämmtliche Fortsätze mit Ausnahme des dorsalen medianen sind in Fig. 88 dargestellt. Bei HALLEZ' Larve (Fig. 87) stellen die sechs hintern Fortsätze einen ziemlich geschlossenen Kranz dar, während eine Geissel am vorderen Ende des Körpers unmittelbar unterhalb des Auges, eine zweite Geissel am hinteren Ende hervorragt. Bei MOSELEY's jüngster Larve waren nur sechs Fortsätze vorhanden, die jedoch später wieder wie bei MÜLLER's Larve zu acht sich ergänzten.

Die Metamorphose besteht darin, dass das ganze Thier länger und flacher und die Arme allmählich immer kürzer und kürzer werden, bis sie schliesslich vollständig verschwinden und die Larve die gewöhnliche Form des erwachsenen Thieres erlangt.

Die gelappte Larvenform der Turbellarien bietet manche Aehnlichkeiten mit der Pilidiumform der Nemertinenlarve, welche weiter unten beschrieben werden soll, allein ihre Uebereinstimmung mit dieser interessanten Larve ist weniger vollständig, als dies mit gewissen Turbellarienlarvenformen der Fall zu sein scheint, welche vor kurzem von GÖTTE und METSCHNIKOFF beschrieben wurden und welche in manchen Hinsichten die Mitte zwischen der Larve von *Leptoplana* und den eben beschriebenen Formen einzunehmen scheinen.

Die Beobachtungen von GÖTTE (No. 184) wurden an *Planaria Neapolitana* und *Thysanozoon Diesingi* und diejenigen von METSCHNIKOFF (No. 183) an *Stylochopsis ponticus* angestellt. Die Larven aller dieser Formen erleiden eine mehr oder weniger vollständige Metamorphose, allein die Berichte über ihre Entwicklung lassen sich nicht leicht mit einander vereinbaren[1]). Die früheren Stadien von *Planaria* gleichen denjenigen

[1]) Die Wiedergabe von METSCHNIKOFF's Beobachtungen an *Stylochopsis ponticus*, welche im deutschen Auszuge enthalten ist, scheint mir allzu unklar, als dass sie im Texte zu verwerthen wäre. Im Folgenden sind daher nur die wichtigsten Punkte angedeutet, welche sich daraus entnehmen lassen.

Das Ei theilt sich zunächst in acht Segmente. Durch fernere Theilung längs der Aequatorialzone entsteht ein Ring kleiner Zellen, welcher zum Epiblast wird. Die beiden Pole bestehen zu dieser Zeit aus grossen Zellen. An dem einen Pol treten nun vier kleine Zellen auf, welche von METSCHNIKOFF mit den Polzellen der Dipteren verglichen werden (siehe das Capitel über die Entwicklung der Insecten). Am entgegengesetzten Pole bildet sich ein Blastoporus, welcher in eine kleine Furchungshöhle führt. Nun wächst auch das Epiblast allmählich über die grossen Zellen hinweg. Am Blastoporuspol geht aus den grossen Zellen das Hypoblast hervor, während die kleinen Zellen am entgegengesetzten Pole zur Bildung des Epiblasts beitragen. Dann verschwindet der Blastoporus und mit ihm die Furchungshöhle, während das Hypoblast, das eine solide Masse darstellt, sich in zwei Hälften spaltet (vergl. *Planaria Neapolitana*). Der Embryo bedeckt sich mit Wimpern und fängt zu rotiren an. Es kommen auch die Augen und etwas später (?) die Nervenganglien zum Vorschein.

Im Innern entwickelt sich zwischen den Hypoblastzellen eine weite Höhlung, die mit Wimpern ausgekleidet ist und mit der Aussenwelt durch ein eingestülptes Stomodaeum in Verbindung tritt, welches den Pharynx bildet.

Nun nimmt die Larve wie bei *Planaria Neapolitana* eine Pilidium-ähnliche Form an. Von ihrer unteren Fläche wachsen seitliche Lappen und eine Vorderlippe hervor, die sich mit langen Wimpern bekleiden, während am obern Pole eine lange Geissel zum Vorschein kommt.

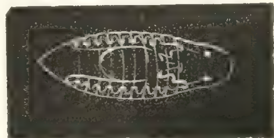
von *Leptoplana*, wie sie von KEFERSTEIN beschrieben wurden. Vier grosse Hypoblastzellen werden von kleinen Epiblastzellen umgeben, welche an der Rückenseite sich zu bilden beginnen. Die Hypoblastzellen theilen sich dann und ordnen sich in zwei bilateral-symmetrische Reihen. An der ventralen Fläche wird von den kleinen Zellen ein kleiner Blastoporus offen gelassen, welcher mit einer im übrigen geschlossenen und bewimperten Höhlung communicirt, die sich zwischen den beiden Reihen von Hypoblastzellen gebildet hat. Wie es scheint bleibt der Blastoporus dauernd offen und wird nur in den Grund einer tiefen Grube verlegt, die von Epiblastzellen ausgekleidet ist und das Stomodaeum darstellt.

Der Embryo wird nun an der Rückenseite convex, während sich an der Bauchseite eine mediane Furche zeigt und die Seiten derselben in zwei Lappen und vorn in eine ventralwärts gerichtete Oberlippe auswachsen. Die ganze Oberfläche bedeckt sich mit Wimpern, welche ganz besonders an den ventralen Fortsätzen und am höchsten Punkte der dorsalen Wölbung hervorragen. Ein Bündel starker Cilien entsteht auch vor der Wölbung und ein weniger auffallendes Bündel dahinter. In diesem Zustande soll die Larve nach GÖTTE ausserordentlich einem *Pilidium* gleichen. Bald jedoch streckt sie sich in die Länge und die beiden Cilienbündel kommen an das Vorder- und Hinterende des Körpers zu liegen. Die ventralen Fortsätze sinken auf unansehnliche Vorragungen an der Seite des Körpers herab. GÖTTE glaubt, dass die Larve keine weitere Metamorphose durchmache.

Ein anderer Typus von Planarienlarven (Fig. 89 und 90) — wahrscheinlich *Plan. angulata*, von ALEX. AGASSIZ beobachtet (No. 181) — weicht sehr von allen sonst beschriebenen ab und zeichnet sich dadurch aus, dass die Larve in eine Reihe von Segmenten getheilt erscheint, welche ihrer Zahl nach den Divertikeln des verdauenden Hohlraumes entsprechen. Bei dem jüngsten Exemplar (Fig. 89) war der Körper beinah cylindrisch und in elf Ringe getheilt, welche mit ebensovielen Divertikeln des Darmcanals übereinstimmten. Es waren zwei Augenflecke vorhanden. In einem späteren Stadium (Fig. 90) hatte sich der Körper erheblich abgeflacht und mehr der Planariaform angenähert.


Fig. 89. Planarien-Larve (wahrscheinlich von *Planaria angulata*). (Nach AGASSIZ.)

Wenn AGASSIZ' interessante Beobachtungen zuverlässig sind, so haben wir in dieser Larve Andeutungen einer wirklichen Segmentirung, welche von einiger morphologischer Bedeutung sind, besonders wenn man sie mit den Spuren der Segmentirung in Zusammenhang bringt, welche bei den Nemertinen angetroffen werden.


Fig. 90. Planarien-Larve (wahrscheinlich von *Planaria angulata*). (Nach AGASSIZ.)

Ein fernerer Typus mit unvollkommener Metamorphose ist von GIRARD (183) beobachtet worden. Derselbe kennzeichnet sich durch eine gleichförmige Segmentirung und durch das Auftreten eines Ruhestadiums,

nachdem die Larve einen freien Zustand mit grosser Oberlippe durchlaufen hat.

Süsswasser-Dendrocoelen. Die Entwicklung der Süsswasser-Dendrocoelen ist hauptsächlich von Knappert (186) und Metschnikoff (188) untersucht worden.

Die Eier stellen sehr zarte kleine nackte Zellen dar, welche zu vier bis sechs oder noch mehr an der Zahl in eine Kapsel oder einen Cocon eingehüllt sind, zusammen mit einer grossen Masse von aus dem Dotterstock herstammenden Dotterzellen. Letztere zeigen peristaltische Bewegungen und entsenden amoeboide Fortsätze. Jedes Ei ist, wenn es abgelegt wird, von einer ausserordentlich zarten Haut umhüllt, welche jedoch während der Entwicklung verschwindet. Die Kapseln bestehen aus einem kugligen Gehäuse und einem Stiel. Der letztere wird zuerst aus der weiblichen Geschlechtsöffnung als fadenförmiger Körper hervorgestreckt; sein freies Ende wird sodann angeheftet und hierauf der übrige Theil der Kapsel ausgestossen.

Die Befruchtung findet vor der Bildung der Kapsel statt. Die Furchung ist vollständig. Zuerst theilt sich das Ei in zwei Segmente. Eines derselben theilt sich nun allein und stellt drei Segmente dar. Später folgen Stadien mit vier, acht, sechzehn und zweiunddreissig Segmenten.

Metschnikoff's Ergebnisse hinsichtlich der auf die Furchung folgenden Stadien stehen nicht in vollständiger Uebereinstimmung mit denen von Knappert, allein ohne Zweifel repräsentiren sie einen Fortschritt in unsrer Kenntniss und ich werde dieselben daher im Folgenden wiedergeben. Seine Beobachtungen wurden an *Planaria polychroa* angestellt.

In dem frühesten von ihm untersuchten Stadium war die Furchung bereits weit vorgeschritten, aber eine Haut findet sich nicht mehr in der Umgebung des Eies. Auf einem späteren Stadium wird das Ei mehr oder weniger glockenförmig oder halbkugelig und es schliesst eine Masse von Dotterelementen in seine Concavität ein. Nun besteht es aus drei concentrischen Schichten, einer äusseren Schicht von flachen Zellen — dem Epiblast, einer mittleren Schicht von mit einander verschmolzenen Zellen — dem Mesoblast, und einer inneren soliden Masse von Dotterzellen — dem Hypoblast.

Am oberen Pol bildet sich der vorstreckbare Pharynx (vergl. Knappert), welcher mit einer provisorischen Musculatur und einem Lumen versehen ist. Vermöge seiner Contractionen nimmt er die Dotterelemente auf, welche den Embryo umgeben, und das ausserordentlich rasche Wachsthum des Embryos findet ohne Zweifel auf Kosten der ersteren statt. Allmählich verliert der Embryo seine halbkugelige Form und nimmt eine langgestreckte und abgeflachte Gestalt an. Nun bekommt er auch einen Wimperüberzug, mittels dessen er herumrotirt. Am fünften Tage bricht er aus.

Der Nahrungscanal bleibt lange Zeit solid, selbst nachdem er schon seine verzweigte Form erlangt hat. Der Pharynx wird eingezogen, sobald die Larve ausschlüpft. Er verliert seine provisorischen Muskeln und er-

hält später erst eine dauernde Musculatur. Nach dem Ausschlüpfen befestigen sich die Jungen am Körper ihrer Mutter, von welcher sie sich ernähren (?).

Rhabdocoela. Die Entwicklung einiger Rhabdocoelen ist in neuester Zeit von HALLEZ studirt worden. Die Eier werden meist in Kapseln abgelegt, jedes in seiner eigenen. Manchmal beginnt die Entwicklung, bevor die Kapseln abgelegt werden, manchmal auch erst nachher. Bei gewissen Formen *(Mesostomum)* beobachtet man Sommereier mit dünnen Kapseln, welche sich innerhalb des mütterlichen Körpers entwickeln, während im Herbste harte Kapseln, die als Wintereier bekannt sind, abgelegt werden, aus welchen der Embryo im Frühling ausschlüpft.

Die Eier der Rhabdocoelen werden gleich denjenigen der Süsswasser-Dendrocoelen von aus dem Dotterstocke abstammenden Dotterelementen umhüllt.

Die Furchung findet wahrscheinlich auf gleiche Weise statt wie bei *Leptoplana.* Ein Stadium mit vier gleichen Zellen ist von HALLEZ beobachtet worden und darauf folgt eine epibolische Gastrula. Der Embryo bedeckt sich mit Wimpern, während er noch in der Kapsel steckt, und nach HALLEZ entsteht der Pharynx als eine Knospe aus dem Hypoblast. Bei *Prostomum* dagegen nimmt der Rüssel seinen Ursprung als epiblastische Einstülpung.

NEMERTEA.

Die einen Nemertinen entwickeln sich ohne, die andern mit Metamorphose.

Der merkwürdigste Typus der Nemertinen-Entwicklung mit Metamorphose ist derjenige, bei welchem aus dem Ei eine eigenthümliche Larvenform hervorgeht, die unter dem Namen *Pilidium* bekannt ist und in der erst nachträglich der eigentliche Wurm sich entwickelt. Mit diesem Typus ist ein anderer nahe verwandt, bei welchem sich der geschlechtliche Wurm auch innerhalb einer Larvenform entwickelt, wie bei *Pilidium*, bei welchem aber die Larve kein freischwimmendes Stadium besitzt und daher der charakteristischen Anhänge des *Pilidiums* entbehrt. Dieser ist als DESOR's Typus bekannt und scheint auf die Gattung *Lineus* beschränkt zu sein (?). Zunächst wollen wir nun das *Pilidium* und DESOR's Typus besprechen (s. BARROIS, No. 192).

Desor's Typus. Die Furchung verläuft regulär und führt zur Bildung einer Blastosphaere mit grosser Furchungshöhle. Diese Blastosphaere verwandelt sich durch Invagination in eine Gastrula (Fig. 91 *A*). Bald darauf wird der Blastoporus durch die Rückwärtsverlängerung des Archenterons verhältnissmässig weit nach vorn verschoben und nach BARROIS bildet er in der That den bleibenden Mund. In Folge der Verlängerung des archenterischen Hohlraumes nimmt der Embryo eine bilaterale Form an (Fig. 92 *A*), an der sich die dorsale und die

ventrale Fläche unterscheiden lassen, wobei der Mund (*m.*) an der ventralen Fläche liegt.

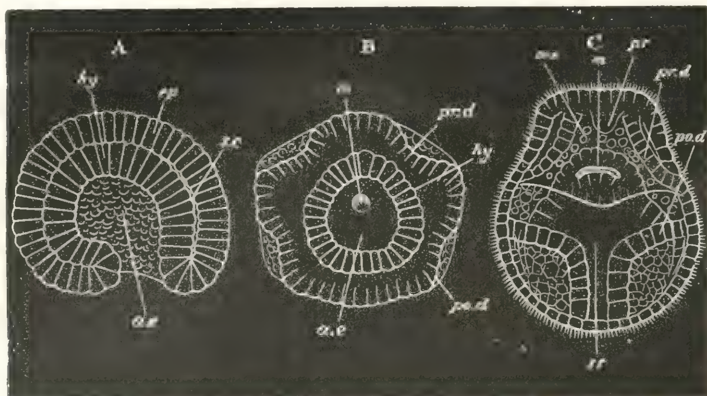


Fig. 91. Drei Entwicklungsstadien von *Lineus.* (Nach Barrois.)
A. Seitenansicht im optischen Längsschnitt.
B. und *C.* Zwei spätere Stadien von der ventralen (oralen) Fläche.
ae. Archenteron; *sc.* Furchungshöhle; *hy.* Hypoblast; *me.* Mesoblast; *ep.* Epiblast; *m.* Mund; *st.* Magen; *pr. d.* Prostomialscheibe; *po. d.* Metastomialscheibe; *pr.* Rüssel.

Unmittelbar nach der vollständigen Ausbildung der Gastrula vollzieht sich eine bemerkenswerthe Reihe von Veränderungen. Der Embryo nimmt, von der ventralen Fläche gesehen, eine fünfeckige Form an (Fig. 91 *B*) und vier Einstülpungen vom Epiblast her kommen an dieser Fläche zum Vorschein (Fig. 92 *A*), zwei vor (*pr. d.*) und zwei hinter dem Munde (*po. d.*). Aus ihnen gehen vier verdickte Scheiben hervor. Diese Scheiben sondern sich bald völlig von der äusseren Haut, welche sich davon abhebt und eine ununterbrochene Decke über dieselben hinweg bildet (Fig. 91 *C*). Die Scheiben nehmen rasch an Grösse zu und es verschmilzt zuerst das prostomiale und später auch das metastomiale Paar unter sich und schliesslich vereinigen sie sich alle vier zu einer zusammenhängenden ventralen Platte, ähnlich wie es scheint der Bauchplatte bei den Chaetopoden- und Arthropoden-Embryonen. Die so entstandene Platte dehnt sich allmählich aus, bis sie sich über der Rückenfläche zusammenschliesst und so eine vollständige Haut innerhalb der ursprünglichen Larvenhaut bildet, die zu dieser Zeit bereits reichlich bewimpert erscheint, obgleich der Embryo noch nicht ausgeschlüpft ist (Fig. 91 *C*). Während diese Veränderungen stattfinden, sind aus den eingestülpten Scheiben zahlreiche fettige Zellen hervorgesprosst, welche den Raum zwischen den Scheiben und dem Archenteron ausfüllen und später das mesoblastische Netzwerk darstellen. Während dieses Stadiums kommt auch die Anlage des Rüssels als ein solider Epiblastfortsatz zum Vorschein, welcher vom Vereinigungspunkte der beiden Prostomialscheiben am vorderen Ende des Embryos aus nach hinten wächst (Fig. 91 *C, pr.*). Erst in einer späteren Periode höhlt sich ein Lumen in demselben aus. Die Seiten-

organe oder Kopfgruben entstehen ziemlich unerwarteter Weise als ein Paar Divertikel vom Oesophagus aus (Fig. 92 *B*, *cs.*) [1]), welche bald darauf mit den Wandungen des Körpers an der Vereinigungsstelle der Prostomial- und Metastomial-Platten verschmelzen (Fig. 92 *C*, *cs.*), obgleich sie noch längere Zeit durch einen soliden Strang mit dem Oesophagus in Zusammenhang bleiben.

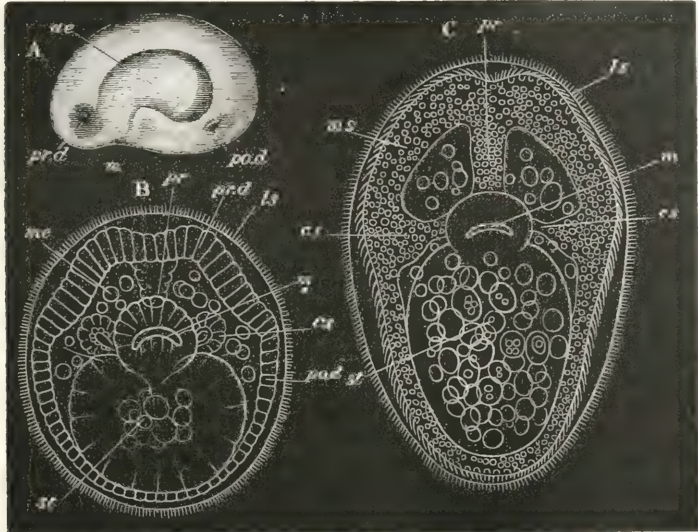


Fig. 92. Drei Entwicklungsstadien von *Lineus*. (Nach Barrois.)
A. Seitliche Ansicht des Embryos auf einem sehr frühen Stadium als undurchsichtiges Object. *B.* und *C.* Zwei spätere Stadien, als durchsichtige Objecte von der Bauchfläche gesehen.
ae. Archenteron; *m.* Mund; *pr.d.* Prostomialscheibe; *po.d.* Metastomialscheibe: *cs.* seitliche Kopfgrube, die sich in *B.* als Divertikel aus dem Oesophagus entwickelt; *pr.* Rüssel; *ms.* Muskelschicht (?); *ls.* Larvenhaut kurz vor ihrer Abwerfung; *me.* Mesoblast; *st.* Magen.

Während dieser Veränderungen löst sich die ursprüngliche Larvenhaut von der darunterliegenden, durch die Scheiben gebildeten Schicht ab (Fig. 92 *B* und *C*) und wird bald vollständig abgeworfen, so dass die bereits bewimperte (Fig. 92 *C*) äusserste Schicht der eingestülpten Scheiben als Oberhaut des jungen Nemertinen übrigbleibt. Während und nach der Abwerfung der embryonalen Haut gehen aber auch wichtige Veränderungen im Aufbau der verschiedenen Schichten des Körpers vor sich, welche zur Bildung des Gefässsystems und anderer mesoblastischer Organe, des Nervensystems und des bleibenden Nahrungsrohres führen. Diese Veränderungen scheinen mir noch sehr einer ferneren Aufklärung zu bedürfen und die folgende Darstellung muss mit ziemlicher Vorsicht aufgenommen werden.

Es wurde bereits erwähnt, dass aus den beiden Scheiben Fettzellen hervorgehen, welche den Raum zwischen den Körperwandungen und dem

[1]) Bütschli hält diese Gruben bei *Pilidium* für Einstülpungen vom Epiblast; allein Metschnikoff's Darstellung steht im Einklange mit der im Texte gegebenen.

Archenteron erfüllen. Zu der Zeit, wo die Embryonalhaut abgeworfen wird, treten neue Veränderungen auf. Die Scheiben verdicken sich bedeutend und zerfallen dann in zwei Schichten, welche zur Epidermis und zu den darunter liegenden Muskelschichten werden. Die Muskelschichten kommen in Form von zwei Massen zum Vorschein, welche durch die Kopfsäcke (Seitenorgane) von einander getrennt werden. Die vordere Masse stellt eine unpaarige mediane Verdickung dar, an welche sich zwei seitliche Verdickungen anschliessen. Die hintere Masse ist viel dünner, entsprechend der sehr raschen Verlängerung des metastomialen Abschnittes des Embryos.

Die ursprünglich von den Scheiben abgelösten Zellen machen bedeutende Veränderungen durch, indem sich die einen als besondere Membran rings um den Rüssel gruppiren und zur Rüsselscheide werden, während andere eine wirkliche splanchnische Mesoblastschicht liefern und die übrigen, welche sich während des früheren Embryonallebens hauptsächlich im vordersten Abschnitte des Körpers anhäuften, das allgemeine interstitielle Bindegewebe liefern. Die Kopfganglien sollen sich allmählich aus dem prostomialen Mesoblast und die von demselben ausgehenden Nervenstränge aus dem metastomialen Mesoblast differenziren.

Zur Zeit, wo die Larvenhaut abgeworfen wird, verschliesst sich der ursprüngliche Mund und erst längere Zeit nachher kommt an derselben Stelle der bleibende Mund zum Vorschein. Während des ersten Abschnittes des Embryonallebens wird der Darmcanal von säulenförmigen Zellen ausgekleidet, aber noch vor dem Verluste der Larvenhaut erleiden die Wandungen des Darmcanals eine eigenthümliche Metamorphose. Ihre Zellen verschmelzen nämlich mit einander oder sind wenigstens nicht mehr unterscheidbar und ihr Protoplasma scheint sich in Dotterkügelchen umzuwandeln, welche den ganzen Raum innerhalb der Körperwandungen ausfüllen und nur durch eine Membran von Bindegewebe verhindert werden, sich nach vorn auszudehnen. Diese Masse bildet sich allmählich in einen selbständigen, von säulenförmigen Zellen umgrenzten Darmcanal um.

Pilidium. Bei dem eigentlichen *Pilidium*-Typus schlüpft die Larve sehr früh aus und führt dann die gewöhnliche Existenz einer an der Oberfläche des Wassers lebenden Larve. Auf eine reguläre Furchung folgt eine Invagination, welche jedoch nicht das vollständige Verschwinden der Furchungshöhle nach sich zieht (Fig. 93 *A*, *a.e*).

Der auf diese Weise gebildete primitive Darmcanal theilt sich in einen Oesophagus- und einen Magenabschnitt (Fig. 93 *B*, *oe.* und *st.*). Schon während sich die Invagination des Archenterons vollzieht, bedeckt sich die Larve vollständig mit Wimpern und nimmt eine ungefähr kegelförmige Gestalt an, deren Spitze der flachen ventralen Seite gegenüberliegt, in welcher sich der Mund befindet (Fig. 93 *A* und *B*). Von der Spitze ragt bei vielen Formen eine Geissel nach oben, welche der Larve ein helmförmiges Aussehen verleiht. Bei anderen Formen nimmt ein Bündel langer Cilien die Stelle der Geissel ein (Fig. 94) und bei noch anderen ist letztere gar nicht repräsentirt. Nach Ablauf der Invagination wächst zu jeder Seite des Mundes ein

Lappen hervor und weniger stark ausgebildete Lappen kommen auch vorn und hinten zum Vorschein. Längs des Randes der ventralen Fläche zeigt sich eine Wimperschnur.

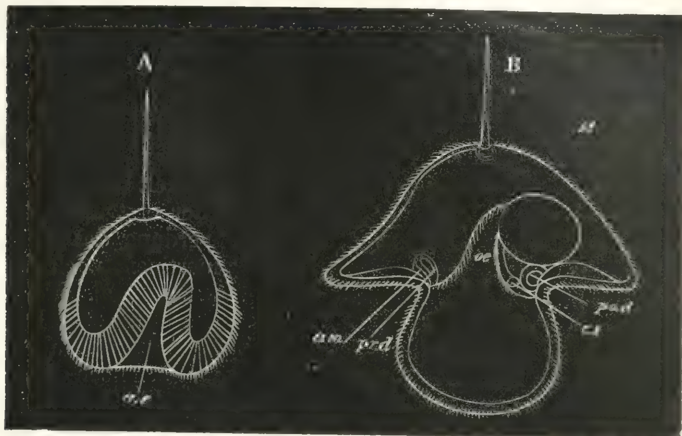


Fig. 93. Zwei Entwicklungsstadien von *Pilidium*. (Nach METSCHNIKOFF.)
ae. Archenteron; *oe.* Oesophagus; *st.* Magen; *am.* Amnion; *pr.d.* Prostomialscheibe; *po.d.* Metastomialscheibe; *cs.* Kopfsack.

Nun entstehen ganz wie bei DESOR's Typus zwei Paare von Einstülpungen der äusseren Haut, das eine Paar vor, das andere hinter dem Munde (Fig. 93 *B*, *pr.d.* und *po.d.*), und jede derselben stellt durch Verschluss der Invaginationsöffnung einen Sack dar, dessen äussere Wand ausserordentlich dünn wird, während die innere Wand (welche der ganzen Einstülpung bei DESOR's Typus entspricht) sich stark verdickt. Die inneren Wandungen der vier Verdickungen, welche ich gleich als Scheiben bezeichne, verschmelzen nun mit einander, indem sich zuerst jede Scheibe mit ihrem Genossen der andern Seite und schliesslich beide Paare mit einander vereinigen.

Auf diese Weise kommt eine ventrale Keimplatte zu stande, die allmählich rings um den Darmcanal des *Pilidiums* herumwächst, um die Haut des künftigen Nemertinen zu bilden. Die äussere dünne Schicht jeder der Scheiben wächst in gleichem Maasse wie die innere Schicht und liefert eine amnionartige Bedeckung für den Embryo, der sich innerhalb des *Pilidiums* gebildet hat (Fig. 94, *an*).

In Zusammenhang mit dem jungen wurmförmigen Nemertinen hat sich auf jeder Seite ein Auswuchs aus dem Oesophagus gebildet (Fig. 94), welcher schliesslich durch einen bewimperten Canal mit der Aussenwelt in Verbindung tritt[1]). Der Rüssel nimmt seine Entstehung

[1]) Dies ist die Ansicht sowohl von METSCHNIKOFF (No. 202) als auch von LEUCKART und PAGENSTECHER (No. 201), welche überdies durch BARROIS bestätigt wird; BÜTSCHLI aber (No. 193), obgleich er die ersten Stadien ihrer Bildung nicht beobachtet hat, hält sie doch für Einstülpungen der Haut des Nemertinen.

als hohle Einstülpung von der Stelle aus, wo die beiden vorderen Scheiben vorn mit einander verschmelzen.

Wenn sich der junge Nemertine innerhalb des *Pilidiums* ausgebildet hat, so erhält er einen Wimperüberzug, beginnt sich zu bewegen und macht sich schliesslich frei, um ein selbständiges Dasein zu führen, während er sein Amnion im *Pilidium* zurücklässt, das noch einige Zeit zu leben fortfährt.

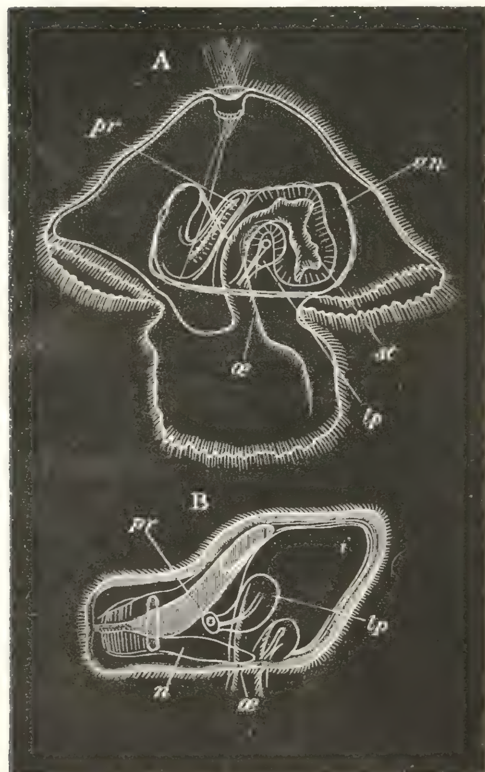


Fig. 94.

A. *Pilidium* mit einem bereits ausgebildeten Nemertinenembryo.

B. Reifer Embryo von *Nemertes* in der Lage, welche er innerhalb des *Pilidiums* einnimmt. (Beides Copien nach BUETSCHLI.)

oe. Oesophagus; *st.* Magen; *i.* Darmcanal; *pr.* Rüssel; *lp.* Seitengrube; *am.* Amnion; *n.* Nervensystem.

Das Centralnervensystem (Fig. 94) entwickelt sich entweder vor oder erst nach der Freiwerdung des jungen Nemertinen, nach METSCHNIKOFF als Verdickung des Epiblasts. Der junge Nemertine entbehrt anfänglich noch eines Afters.

Die Entwicklung des Nemertinen innerhalb des *Pilidiums* ist offenbar identisch mit derjenigen des *Lineus*embryos innerhalb der Larvenhaut und die Bildung eines Amnions im *Pilidium* stellt eigentlich den einzigen wichtigen Unterschied dar, der sich zwischen den Bildungsweisen der jungen Nemertinen in beiden Typen aufzeigen lässt.

Soviel bekannt ist, gehören die Formen, die sich in einem *Pilidium* oder nach DESOR's Typus entwickeln, sämmtlich zu der Abtheilung der Nemertinen ohne Stilete am Rüssel, welche als Anopla zusammengefasst werden.

Entwicklung ohne Metamorphose. Die Mehrzahl der Nemertinen mit Einschluss sämmtlicher (?) Enopla entwickelt sich ohne Metamorphose. Die Beobachtungen, welche über diesen Typus angestellt wurden, sind nicht ganz genügend, scheinen aber darauf hinzuweisen, dass die Bildung des Hypoblasts sowohl durch Invagination als durch Delamination stattfinden kann.

Invaginationstypen sind von Barrois (No. 192), Dieck (No. 196) und Hubrecht beobachtet worden.

Barrois' gründlichste Beobachtungen wurden an *Amphiporus lactifloreus* (zu den Enopla gehörig) und diejenigen von Dieck an *Cephalothrix galatheae* (einem Vertreter der Anopla) angestellt.

Auf eine reguläre Furchung folgt ein Blastosphaerenstadium mit kleiner Furchungshöhle. Bei Barrois' Typus sollen die inneren Enden der Zellen der Blastosphaere zu einer Art von Syncytium verschmelzen. Es zeigt sich sodann eine kleine Einstülpung und die Zellen, welche daran Theil nehmen, lösen sich vom Epiblast ab und verschmelzen mit dem Syncytium im Innern der Blastosphaere. Dieck findet bei *Cephalothrix*, dass die eingestülpte Masse einfach verschwindet.

Barrois' Behauptung in Betreff der Verschmelzung des von den Epiblastzellen abstammenden Syncytiums mit den eingestülpten Zellen muss als sehr zweifelhaft hingestellt werden. Die Bildung der Keimschichten findet nach Barrois durch Spaltung der inneren Zellmasse in Mesoblast und Hypoblast statt. Der Rüssel soll sich nach diesem Autor aus den mesoblastischen Geweben bilden. Dieck anderseits gibt mit grösserer Wahrscheinlichkeit an, dass sich der Rüssel durch eine Einstülpung bilde. Bei *Cephalothrix* verdient ein fernerer Punkt hervorgehoben zu werden, dass nämlich das gesammte primitive Epiblast abgeworfen wird. In dieser Thatsache darf man vielleicht die letzten Spuren einer Metamorphose gleich derjenigen bei Desor's Typus erblicken.

Delaminationstypen sind von Barrois (No. 192) und Hoffmann (No. 198) beschrieben worden, welche Beide ausführliche Berichte über diese Entwicklung geliefert haben.

Hoffmann's Darstellung verdient ganz besonders unsere Aufmerksamkeit, da seine Beobachtungen zum grössten Theile mit Hilfe von Querschnitten angestellt wurden. Die folgende Schilderung ist seiner Arbeit entnommen. Seine Beobachtungen wurden an *Tetrastemma varicolor* gemacht und *Tetrastemma* scheint gerade diejenige Gattung zu sein, bei welcher dieser Entwicklungstypus sich am vollkommensten ausprägt. Nach einer regulären Furchung stellt der Embryo eine solide Zellmasse dar, deren äusserste Partien sich bald als eine besondere Epiblastschicht unterscheiden lassen. Zu derselben Zeit verlässt die Larve das Ei und die Epiblastzellen werden von einer gleichförmigen Wimperhülle bedeckt. Am vorderen Körperende liegt ein Büschel langer Cilien und am hintern Ende stehen zwei steife Borsten, die jedoch bald verschwinden.

Die innere Masse von Zellen ist noch durchaus gleichförmig; während aber die Larve in die Länge wächst, ordnen sich die äusseren derselben zu einer Schicht säulenförmiger Zellen an, welche das Mesoblast darstellen. Von den nach innen vom Mesoblast gelegenen Zellen werden die äusseren gleichfalls säulenförmig und wandeln sich in die Wandung des Nahrungscanals um, während die inneren einer fettigen Degeneration anheimfallen und eine Art Nahrungsdotter bilden. Bei der späteren Entwicklung werden die Charaktere des erwachsenen Thieres ganz allmählich ohne Metamorphose angenommen und die Larvenhaut geht direct in diejenige des erwachsenen Thieres über. Sowohl der Mund als der After

bilden sich beinah gleichzeitig durch Einreissen der Darmwandung von innen her. Das Nervensystem entsteht als Verdickung des Epiblasts, welche HOFFMANN, wie er angibt, auf Querschnitten zu sehen im stande war. HOFFMANN führt ferner an, dass sich das Epiblast des Rüssels als Divertikel des Darmcanals bilde, während seine Scheide aus einer besonderen mesoblastischen Wucherung entstehe.

BARROIS ist weniger genau als HOFFMANN und weicht in mehreren Punkten von ihm ab. HOFFMANN's Aeusserung über den Rüssel ist sehr wichtig, falls sie zutreffend ist, sie bedarf aber jedenfalls noch einer ferneren Bestätigung.

Malacobdella. Die ersten Stadien der Entwicklung des eigenthümlichen Nemertinen *Malacobdella* sind von HOFFMANN (No. 199) mittels Querschnitten untersucht worden und hienach scheint eine innige Uebereinstimmung zwischen der Entwicklung von *Malacobdella* und derjenigen von *Tetrastemma* zu bestehen.

Die Furchung ist gleichförmig und es findet sich keine Spur einer Furchungshöhle. Am dritten Tage nach der Befruchtung flachen sich die äussersten Zellen des Embryos ab und werden bewimpert, wodurch sie sich als Epiblast von den übrigen kugeligen Zellen des Embryos abheben. Mit dem Auftreten der Cilien beginnt auch eine Rotation des Embryos. Am vierten Tage wird der Embryo eiförmig und an einem der Pole — dem zukünftigen analen Pol — vollzieht sich eine Scheidung zwischen dem Epiblast und den inneren Zellen, wodurch die Leibeshöhle zu stande kommt. In ihr liegt eine Anzahl isolirter ovaler Zellen, welche bald darauf sternförmig werden und ein mesoblastisches Netzwerk darstellen, das die Körperwände und die centralen Zellen des Embryos mit einander verbindet, welch' letztere wir nun als Hypoblast bezeichnen können. Die Leibeshöhle nimmt an Umfang zu und lässt schliesslich das Hypoblast und Epiblast nur noch an einer Stelle, am oralen Pol, mit einander in Verbindung stehen, woselbst am fünften Tage ein Kranz von langen Cilien auftritt. Die solide Hypoblastmasse im Innern differenzirt sich sodann in eine äussere Zellschicht — das eigentliche Drüsenepithel des Darmcanals — und einen inneren Kern, dessen Zellen bald der fettigen Degeneration anheimfallen und als Nahrungsdotter dienen.

Die späteren Entwicklungsstadien und die Bildung des Rüssels u. s. w. sind nicht beobachtet worden.

Allgemeine Betrachtungen. Von den bisher bei den Nemertinen bekannt gewordenen Larventypen sind offenbar diejenigen mit einer Metamorphose, also der *Pilidium*-Typus und DESOR's Typus als die ursprünglicheren zu betrachten; allein selbst bei *Pilidium* finden sich Andeutungen einer bedeutenden Abkürzung der Entwicklung. *Pilidium* selbst stellt wahrscheinlich eine mehr oder weniger abgeänderte Vorfahrenform dar, während die eigenthümliche Entwicklung des Nemertinen innerhalb desselben als ausserordentlich abgekürzte Wiederholung einer langen Reihe von Veränderungen aufzufassen ist, vermöge deren das *Pilidium* sich allmählich in die Gestalt eines Nemertinen umgewandelt hatte. Die Bildung der Körperwand des Nemer-

tinen durch vier Epiblasteinstülpungen ist eine merkwürdige embryologische Erscheinung, für welche sich nicht leicht eine befriedigende Erklärung finden lässt. Wahrscheinlich stellt sie nur einen secundären Wachsthumsprocess dar, vergleichbar der Bildung der Imaginalscheiben bei den Larven der Dipteren (siehe das Capitel über die Tracheata), dessen Ursprung in der eben erwähnten Abkürzung der Entwicklung zu suchen ist. Die Entwicklung des Typus von Desor stellt offenbar eine Vereinfachung des *Pilidium*typus dar und seine Eigenthümlichkeiten lassen sich aus dem Umstande erklären, dass die erstere Larvenform kein freies Dasein führt. Die Typen ohne Metamorphose endlich zeigen ohne Zweifel eine Entwicklung von noch einfacherer Art; sie sind jedoch dadurch merkwürdig, dass sie uns, sofern man den vorliegenden Beschreibungen Glauben schenken darf, Beispiele von Delamination und Invagination vorführen, welche bei nahe verwandten Formen neben einander vorkommen.

TREMATODA.

Die Eier der Trematoden bestehen aus einem Keim oder dem wahren Ei und einer Masse von Dotterzellen, welche der Disintegration und später der Absorption auf verschiedenen Entwicklungsstufen anheimfallen. Durch die Beobachtungen von E. van Beneden (No. 218), Zeller (No. 217) u. s. w. ist nachgewiesen worden, dass die Furchung in der Regel vollständig ist, jedoch gewöhnlich etwas unregelmässig verläuft.

Leider befinden wir uns noch vollständig im Dunkeln hinsichtlich der Bildungsweise der Keimblätter. Die Embryonen der entoparasitischen Formen oder der *Distomeae* werden in einem sehr unvollkommenen Zustande frei und die Eier sind sehr klein, während bei den *Polystomeae* die Entwicklung schon vor dem Ausschlüpfen in der Regel nahezu vollendet ist und die Eier gross sind. Es wird am passendsten sein, die Entwicklung beider Gruppen gesondert zu behandeln.

Distomeae. Die Embryonen der Distomeen schlüpfen entweder an irgend einer feuchten Stelle oder gewöhnlich im Wasser aus. Bei der Mehrzahl der Gattungen durchlaufen die Larven eine complicirte Metamorphose, welche mit Generationswechsel verbunden ist. Nur für wenige Gattungen, z. B. *Holostomum* u. s. w., hat sich der Entwicklungsgang noch nicht ermitteln lassen. Allerdings konnten blos verhältnissmässig wenige Formen während ihres ganzen Lebenslaufes verfolgt werden, allein man kennt doch hinlänglich grosse Bruchstücke daraus, um die Aufstellung gewisser allgemeiner Behauptungen rechtfertigen zu können, welche unzweifelhaft für die grosse Mehrzahl der Distomeae Geltung haben.

Die Larven sind gewöhnlich bewimpert (Fig. 95 *A*), manchmal aber auch nackt.

Die bewimperten Formen sind in der Regel vollständig mit Wimpern bedeckt, allein bei *Distomum lanceolatum* beschränken sich letztere auf

eine Gegend am vorderen Ende des Körpers, in deren Mitte ein medianer Dorn liegt. Ein X-förmiger Pigmentfleck, manchmal sogar mit einer rudimentären Linse versehen *(Monostomum mutabile)*, hat gewöhnlich auch an der dorsalen Fläche seine Lage.

Bei manchen Formen findet sich ein mehr oder weniger vollständig entwickelter Darmcanal *(Monostomum capitellum, Amphistomum subclavatum)*, allein gewöhnlich lässt sich im Innern der Larve nur eine durchsichtige Masse von Zellen unterscheiden, welche von einer mehr oder weniger deutlich abgegrenzten und mit bewimperten Excretionscanälen versehenen Körperwandung umgeben werden.

E. VAN BENEDEN hat gezeigt, dass sich die bewimperte Hülle bereits entwickelt, während der Embryo noch im Ei liegt und lange bevor die Dotterzellen vollständig resorbirt sind. Es scheint sogar, dass diese Wimperhülle noch vor dem Ausschlüpfen in erheblichem Umfange von der in ihr liegenden Masse unabhängig wird. Bei der Larve von *Monostomum mutabile* (Fig. 95 *A*), welche ein extremes Beispiel dieser Art darbietet, liegt innerhalb der bewimperten Epidermis ein vollständig entwickelter, selbständiger Wurm.

Die nicht bewimperten Larven sind weniger hoch organisirt als die bewimperten Formen und erscheinen nur mit einer Cuticula bedeckt. Ihr vorderes Ende ist manchmal mit einer kreisförmigen Platte versehen, die mit radiär ausstrahlenden Wülsten und Dornen ausgerüstet ist.

Die freischwimmenden oder herumkriechenden Embryonen bahnen sich ihren Weg in oder auf den Körper irgend eines wirbellosen Thieres (gelegentlich auch eines Wirbelthiers), meistens eines Mollusks, um daselbst das erste Stadium ihrer Metamorphose zu durchlaufen. Dies kann schon auf den Kiemen ihres Wohnthieres geschehen, sehr häufig aber bohren sie sich in das Innere des Körpers ein. Bald nachdem die Larve eine ihr zusagende Stelle gefunden hat, wird die Epidermis abgestreift und es kommt eine zweite Larvenform zum Vorschein, welche sich im Innern der ersten Larve entwickelt hatte, ganz wie der Nemertine sich in der Larvenform von DESOR entwickelte. Bei *Monostomum mutabile* ist wie schon erwähnt der neue Wurm bereits zur Zeit des Ausschlüpfens vollständig innerhalb der bewimperten Larve ausgebildet.

Der aus der erwähnten Metamorphose hervorgehende Wurm hat verschiedene Charaktere, welche mit denjenigen der Larve übereinstimmen, aus der er sich freimachte. Wenn die ursprüngliche Larve einen Darmcanal besass, so ist er gleichfalls damit versehen und wächst nun zu einer Form heran, die als *Redia* bezeichnet wird (Fig. 95 *B* und *C*).

Die Redie besitzt vorn einen Mund, der in einen musculösen Schlundkopf und von da in einen blind endigenden Magen führt. Hinten verlängert sich der Körper zu einer Art stumpfem Schwanzfortsatz, an dessen Wurzel ein Paar seitliche Papillen sitzen. Man beobachtet eine periviscerale Höhlung und die Körperwandungen werden von Excretionscanälen durchbohrt.

Wenn die ursprüngliche Larve des Darmcanals entbehrte, so wird die zweite Form zu einer sogenannten *Sporocyste*. Die Sporocyste stellt einen einfachen langgestreckten Sack mit centralem Hohlraume dar. Stammt derselbe von der Metamorphose eines bewimperten Embryos ab, so sind seine Wandungen mit Excretionscanälen versehen, dieselben fehlen aber bei Sporocysten, die sich aus nicht bewimperten Larven entwickelten. Manche Sporocysten entsenden zahlreiche Auswüchse zwischen die Eingeweide ihrer Wohnthiere hinein.

Die Redien und Sporocysten nehmen sehr rasch an Grösse zu und vermehren sich manchmal auch durch Quertheilung. Im Verlaufe ihrer weiteren Entwicklung können sie zwei verschiedene Wege einschlagen. Es können sich entweder 1) neue Redien oder Sporocysten durch einen innern Knospungsprocess bilden (Fig. 95 *C*), oder aber 2) es können innerhalb derselben durch einen analogen Process Larven mit langen Schwänzen entstehen, die unter dem Namen der *Cercariae* (Fig. 95 *D*) bekannt sind. Die directe Entwicklung von Cercarien ist der gewöhnlichere Vorgang, obgleich bei *Distomum globiparum* das Gegentheil der Fall ist; wo dies aber nicht stattfindet, da gehen dann aus den Redien oder Sporocysten der zweiten Generation Cercarien hervor.

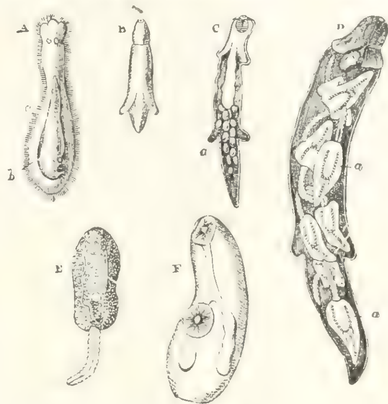


Fig. 95. Verschiedene Stadien in der Metamorphose der Distomeen (aus HUXLEY).
A. Bewimperte Larve von *Monostomum mutabile*. *a.* Larvenhaut; *b.* darin entwickelte Redie. *B.* Redie von *Monostomum mutabile*. *C.* Redie von *Distomum pacificum* mit Keimen einer zweiten Brut von Redien. *D.* Redie, welche Cercarien enthält. *E.* Cercarie. *F.* Ausgewachsenes *Distomum*.

Die Cercarien entwickeln sich aus kugelförmigen Zellmassen, die man in der Leibeshöhle der Redie oder Sporocyste findet. Der Ursprung dieser Massen im Einzelnen ist noch etwas dunkel, allein WAGENER (No. 212) hat wenigstens nachgewiesen, dass sie von der Körperwandung abstammen. Sie sind wahrscheinlich als innere Knospen zu betrachten.

Die rundlichen Körper nehmen ausserordentlich rasch an Grösse zu und ihr hinteres Ende verlängert sich in einen Fortsatz, welcher den Schwanz bildet, während aus dem Vordertheil der Rumpfabschnitt hervorgeht. Wenn sie vollständig ausgebildet sind (Fig. 95 *E*), so besitzt der Rumpftheil so ziemlich die Organisation eines ausgewachsenen *Distomum*. Man unterscheidet einen vorderen und einen ventralen Saugnapf, von denen der vordere die Mundöffnung enthält und oft mit einer chitinösen Bewaffnung versehen ist. Der Mund führt in einen musculösen Schlundkopf und dieser in einen blind endigenden zweilappigen Darmcanal. Es ist ein Excretionssystem vom gewöhn-

lichen Typus vorhanden, das aus longitudinalen contractilen Stämmen besteht, welche vorn mit verzweigten bewimperten Canälen zusammenhängen, die sogar, wie vor kurzem durch Bütschli gezeigt wurde, mit trichterförmigen bewimperten Oeffnungen versehen sein können[1]). Die contractilen Stämme vereinigen sich am hinteren Ende, aber statt unmittelbar nach aussen auszumünden, sind sie in ein Gefäss verlängert, das die Substanz des Schwanzes durchzieht und nach einem längeren oder kürzeren Verlaufe sich in zwei Aeste gabelt, welche zu beiden Seiten ausmünden.

Der Schwanz ist mit einem axialen Stabe von hyalinem Bindegewebe versehen, ähnlich der Chorda im Schwanze einer Ascidienlarve, und besitzt zugleich häufig membranöse Ausbreitungen. Er wird als Schwimmorgan verwendet. Unterhalb der Epidermis finden sich Schichten von Rings- und Längsmuskelfasern; die letzteren sind am Schwanze in Form von zwei Bändern angeordnet.

Wenn die Cercarien vollständig ausgebildet sind, so verlassen sie die Sporocysten oder Redien und darauf auch ihr Wohnthier und gelangen ins Freie. Bei den meisten Redien findet sich eine nicht weit vom Munde entfernte besondere Oeffnung, durch welche sie austreten können, die Sporocysten aber entbehren einer solchen Oeffnung, so dass sich die Cercarien ihren Weg durch die Körperwandungen derselben bohren müssen.

Nachdem sie ihre Erzeugungsstätte verlassen haben, gelangen die Cercarien in das äussere Medium und führen eine kurze Zeit hindurch ein freies Dasein. Bald jedoch dringen sie in ein neues Wohnthier ein, indem sie sich ihren Weg in seinen Körper mittels eines bohrenden Processes bahnen, welcher vom Kopfe (besonders wenn derselbe mit chitinösen Fortsätzen ausgerüstet ist), unterstützt von Bewegungen des Schwanzes, ausgeführt wird.

Der zweite Wirth ist gewöhnlich irgend ein wirbelloses Thier (Mollusk, Wurm, Krustenthier, Insectenlarve u. s. w.), gelegentlich aber auch ein Fisch, ein Amphibium oder sogar eine Pflanze. Sehr häufig geht der Schwanz verloren, während die Cercarie in ihren Wirth eindringt; jedenfalls geht sie, nachdem sie einmal in ihrem neuen Wirthe eine ihr zusagende Wohnstätte gefunden hat, in ein Ruhestadium über und umgibt sich mit einer vielschichtigen Kapsel. Die Kopfbewaffnung und der Schwanz (wenn letzterer noch vorhanden war) werden dann abgestossen und die Fortpflanzungsorgane kommen allmählich, wenn auch zuerst in sehr geringer Grösse, zum Vorschein. In den übrigen Beziehungen wird der Bau nicht wesentlich geändert.

Obgleich eine eingekapselte Cercarie mehrere Monate ohne fernere Veränderungen liegen bleiben kann, so stirbt sie doch endlich ab, sofern sie nicht in einen bleibenden Wirth und zwar in ein Wirbelthier übergeführt wird, — ein Vorgang, welcher sich gewöhnlich dadurch erledigt, dass das Wohnthier, in welchem sie eingekapselt liegt, von einem Wirbelthier verzehrt wird. Dann wird sie aus ihrer Kapsel

[1]) O. Bütschli, „Bemerkungen über den excretorischen Gefässapparat der Trematoden." *Zoologischer Anzeiger*, 1879. No. 42.

als völlig ausgebildeter Trematode frei, in welchem die Fortpflanzungsorgane rasch ihre volle Entwicklung erlangen.

In manchen Fällen gehen aus den Redien oder Sporocysten nicht geschwänzte Cercarien, sondern schwanzlose Formen hervor. Dann pflegt in der Regel die Einkapselung im Wohnthier der Redie oder Sporocyste stattzufinden; manchmal aber auch durchlaufen die schwanzlosen Larven ein freies Stadium gleich den Cercarien. Bei *Distomum cygnoides*, welches in der Harnblase des Frosches schmarotzt, gehen die Cercarien unmittelbar, ohne Dazwischentreten eines Zwischenwirthes, in den Wirth des erwachsenen Thieres über.

Die Lebensgeschichte eines typischen entoparasitischen Trematoden ist demnach kurz folgende:

1) Er verlässt das Ei als bewimperte oder unbewimperte freie Larve.

2) Diese Larve bahnt sich ihren Weg auf die Kiemen oder in den Körper eines Mollusks oder eines andern Wohnthieres hinein, wirft ihre Epidermis ab und wird zu einer Redie oder Sporocyste.

3) In der Leibeshöhle der Redie oder Sporocyste entwickeln sich durch einen Process innerer Knospung zahlreiche geschwänzte Larven, sogenannte Cercarien.

4) Die Cercarien verlassen den Körper ihres Erzeugers und nachher auch ihres Wirthes und gelangen für kurze Zeit ins Freie. Dann dringen sie in einen zweiten, gewöhnlich wirbellosen Wirth ein und encystiren sich.

5) Wenn ihr zweiter Wirth von einem Wirbelthier verschlungen wird, das als Wohnthier für die ausgewachsene Form der Species dient, so werden die eingekapselten Larven frei und erlangen ihre Geschlechtsreife.

Die Mehrzahl dieser Stadien repräsentirt einfach Abschnitte einer complicirten Metamorphose, aber in der Coexistenz der Larvenknospung (aus welcher Cercarien oder neue Redien hervorgehen) mit wahrer geschlechtlicher Fortpflanzung haben wir eine Zugabe von wirklichem Generationswechsel.

Polystomeae. Die Eier der Polystomeen sind gewöhnlich gross und nicht sehr zahlreich und in den meisten Fällen sind sie mit irgend einem Fortsatz zur Befestigung versehen. Einige Arten von Polystomeen, z. B. *Gyrodactylus*, sind jedoch lebendig gebärend. Das Junge verlässt das Ei in nahezu vollkommenem Zustande und im äussersten Fall erleidet es nur eine geringe Metamorphose und niemals einen Generationswechsel. Einige jedoch (*Polystomum*, *Diplozoon*) sind mit vorübergehenden Wimpern versehen; allein die bisher untersuchte Anzahl der Formen ist zu gering, um zu bestimmen, ob Bewimperung die Regel oder die Ausnahme bildet. Die bewimperten Larven führen kurze Zeit ein freies Dasein, die Wimpern entwickeln sich auf besonderen Zellen, die in Gestalt von Querbändern in ähnlicher Weise angeordnet sein können wie bei den Larven vieler Chaetopoden, ohne jedoch wenigstens bei den bisher bekannten Larven gleichmässig vertheilt zu sein. Wenn die Larven in den parasitischen

Zustand übergehen, so schrumpfen die Zellen mit ihren Wimpern zusammen.

Bei *Polystomum integerrimum,* welches in der Harnblase von *Rana temporaria* lebt, gelangen die Eier, wenn sie im Frühling abgelegt werden, in das freie Wasser. Es erfolgt eine vollständige Furchung und der Embryo, wenn er auskriecht, ist bereits mit den meisten Organen des erwachsenen Thieres versehen, zeigt aber doch einige bezeichnende Larvencharaktere. Er besitzt fünf Kränze von bewimperten Zellen. Drei derselben liegen vorn und sind besonders an der ventralen Fläche entwickelt und der hinterste derselben ist dorsal sehr unvollständig. Die zwei andern liegen hinten und sind vorzugsweise an der Rückenfläche entwickelt. Am vorderen Ende findet sich noch ein Wimperbüschel.

Die Larve selbst gleicht ungefähr einem ausgewachsenen *Gyrodactylus* und ist versehen 1) mit einer grossen hinteren Scheibe, die mit Haken bewaffnet ist, und 2) mit zwei Augenpaaren, welche im erwachsenen Zustande persistiren. Nach einer gewissen Periode der freien Existenz heftet sich die Larve an den Kiemen einer Kaulquappe fest. Die Kränze bewimperter Zellen schrumpfen ein und einige von den sechs Paaren von Saugnäpfen, welche das erwachsene Thier auszeichnen, beginnen sich bereits an der hinteren Scheibe anzulegen. Sobald die Harnblase des jungen Frosches sich ausgebildet hat, wandert das junge *Polystomum* durch den Darmcanal desselben hinunter bis in die Kloake und von da in die Harnblase, wo es langsam seine Geschlechtsreife erreicht. Wenn sich die Larve an den Kiemen einer sehr jungen Kaulquappe angeheftet hat, so verläuft ihre Entwicklung noch etwas schneller infolge der bessern Ernährung aus den noch sehr zarten Kiemen. Sie erreicht dann ihre volle Ausbildung bereits in der Kiemenhöhle der Kaulquappe, und obgleich noch klein und mit noch etwas anders organisirten Geschlechtsorganen als die normale Form, erzeugt sie doch bereits Geschlechtsproducte und stirbt dann ab, ohne bis in die Blase gelangt zu sein (siehe ZELLER, No. 216 und 217).

Die Eier von *Diplozoon*, einer auf den Kiemen von Süsswasserfischen *(Phoxinus* u. s. w.) schmarotzenden Form, sind mit einem langen spiraligen Filamente versehen (ZELLER, No. 215). Der Embryo hat fünf bewimperte Regionen, vier seitliche und eine am hintern Ende. Die junge Form ist als *Diporpa* bezeichnet worden. Der geschlechtsreife Zustand wird erst erreicht, wenn zwei Individuen dauernd mit einander verschmelzen. Sie vereinigen sich auf die Weise, dass der ventrale Saugnapf eines jeden derselben sich an der dorsalen Papille des andern festheftet. Später verschmelzen diese Theile geradezu mit einander und die ventralen Saugnäpfe verschwinden bei diesem Vorgange. *Gyrodactylus*, welcher gleich *Diplozoon* auf den Kiemen von Süsswasserfischen *(Gasterosteus* u. s. w.) schmarotzt, ist durch seine Vermehrungsweise merkwürdig. Er ist vivipar, indem er in einer bestimmten Zeit nur ein einzelnes Junges erzeugt, und was noch merkwürdiger ist, das Junge, während es innerhalb seines Erzeugers verweilt, hat bereits selbst ein Junges erzeugt, und dieses beherbergt wieder ein Junges, so dass also

innerhalb der älterlichen Form drei Generationen ineinandergeschachtelt sein können. Es ist einigermaassen wahrscheinlich, dass die zweite und dritte Generation auf ungeschlechtlichem Wege erzeugt werden, da die Geschlechtsorgane noch nicht entwickelt sind, während dagegen der junge *Gyrodactylus* der ersten Generation wohl aus einem befruchteten Ei hervorgeht (WAGENER, No. 214).

CESTODA.

Aus vergleichend-anatomischen Gründen hat die Mehrzahl der Zoologen eine innige Verwandtschaft der Cestoden mit den Trematoden angenommen. Die Existenz gewisser Zwischenformen, wie z. B. *Amphilina*, ist geeignet, diese Ansicht zu unterstützen, und die schlagende Aehnlichkeit zwischen den beiden Gruppen in Bezug auf die Structur des Eies und die Eigenthümlichkeiten der Metamorphose scheinen mir jeden Zweifel hinsichtlich dieser Frage aus dem Wege zu räumen.

Das reife Ei besteht aus einem winzigen Keime, der in Dotterzellen eingehüllt ist, während das Ganze von einer Membran umgeben wird, welche bei den meisten Formen ausserordentlich zart ist, bei gewissen Typen aber eine festere Consistenz hat und mit einer von einem Deckel verschlossenen Oeffnung versehen ist, durch welche die Larve auskriecht.

Die erste Entwicklung bis zur Bildung einer sechshakigen Larve verläuft in der Regel im Uterus, bei den Formen aber mit fester Eischale findet sie erst statt, nachdem das Ei in das Wasser abgelegt worden ist.

Die Furchung (E. VAN BENEDEN, No. 218, METSCHNIKOFF, No. 228) ist vollständig und während ihres Verlaufes werden die den Keim umgebenden Dotterzellen allmählich resorbirt, so dass die Masse der Furchungskugeln an Grösse zunimmt, bis sie am Ende der Furchung beinah die ganze Eischale erfüllen.

Wie zuerst von KÖLLIKER an *Bothriocephalus salmonis* gezeigt wurde, scheiden sich die embryonalen Zellen am Schlusse der Furchung in eine oberflächliche Schicht und eine centrale Masse.

Die weitere Entwicklung schlägt zwei verschiedene Wege ein. In den Fällen, wo die Eischale fest ist und das Ei vor der Ausbildung des Embryos abgelegt wird, entwickelt sich eine bewimperte Larve (*Bothriocephalus latus, ditremus*, *Schistocephalus dimorphus*, *Ligula simplicissima* etc.) [1]).

Für diese Formen kann *Bothriocephalus* als Typus gelten.

Die Entwicklung des Embryos erfordert viele Monate bis zu ihrer Vollendung. Die äussere Schicht wird bewimpert, während sich die centrale Masse bereits zu einem sechshakigen Embryo entwickelt hat. Nun verlässt der Embryo seine Schale durch die mit Deckel

[1]) Eine Liste solcher Formen, soweit sie bisher bekannt sind, gibt WILLEMOES-SUHM, No. 231.

versehene Oeffnung und schwimmt einige Zeit mit Hilfe seiner langen Wimpern sehr rasch umher; schliesslich aber wird die Wimperhülle abgeworfen und es tritt die sechshakige Larve zu Tage.

Bei dem zweiten Typus erhält die äussere Zellschicht des Embryos keine Wimpern. Es ist dies das gewöhnliche Vorkommniss und wird sogar bei manchen Arten der Gattung *Bothriocephalus* gefunden.

Die centrale Zellmasse entwickelt sich hier wie bei dem ersten Typus zu einem sechshakigen (selten vierhakigen) Embryo (Fig. 96 *G*); die oberflächliche Schicht aber löst sich von der centralen Masse ab und verschwindet entweder vollständig oder wird *(Bothriocephalus proboscideus)* zu einer Cuticular-Schicht. Zwischen dem sechshakigen Embryo und der äusseren Zellenschicht können sich eine oder mehrere dicke Membranen ablagern (E. van Beneden). Die Eier gelangen noch innerhalb der Proglottiden aus dem Darmcanal heraus und werden an den verschiedensten Stellen aufs Land oder ins Wasser abgesetzt. Gewöhnlich bleiben sie von ihrer dicken Schale umhüllt noch in der Proglottis, bis sie in den Darmcanal eines passenden Wirthes aufgenommen werden, oder aber sie werden erst nach dem Tod der Proglottis verschlungen. Dann kriechen sie aus, nachdem ihre Schale durch die Einwirkung der Verdauungssäfte aufgeweicht worden ist.

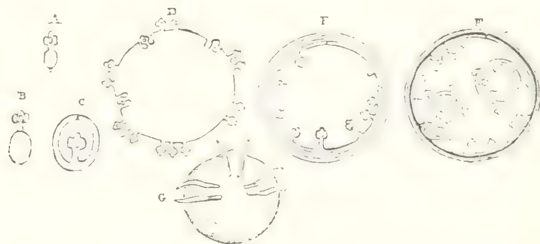


Fig. 96. Schematische Darstellung verschiedener Entwicklungsstadien der Cestoden. (Aus Huxley.)

A. *Cysticercus.* B. und C. Cysticerci im ausgestülpten (*B*) und eingestülpten (*C*) Zustand. *D. Coenurus.* E. und F. Schematische Darstellungen von *Echinococcus.* Es ist höchst wahrscheinlich, dass die Taeniaköpfe sich nicht direct von der Blasenwand aus entwickeln, wie dies in der Zeichnung dargestellt ist. *G.* Sechshakiger Embryo.

Bevor wir zur Beschreibung ihrer weiteren Geschichte übergehen, möge noch auf die grosse Aehnlichkeit zwischen den ersten Entwicklungsstadien der Cestoden, besonders in den Fällen mit bewimperter Larve, und denen der Trematoden hingewiesen sein.

Bei beiden finden wir eine bewimperte Larve und hier wie dort entwickelt sich innerhalb der bewimperten Haut eine zweite Larve, welche durch Abstreifung der Wimperhaut frei wird.

Dieser Entwicklungstypus hat überdies manche Analogien mit demjenigen der Nemertinen-Larve von Desor, S. 189 (vergleiche Metschnikoff) und stellt wahrscheinlich gleich jener eine abgekürzte Wiederholung einer langen Umwandlungsgeschichte dar.

Der geeignete Wirth, in welchen der sechshakige Embryo einzutreten hat, ist selten dasselbe Thier wie der Wirth für die geschlechtliche Form. Wenn die Embryonen in den Darmcanal eines solchen passenden Wirthes gelangt und frei geworden sind, sofern sie überhaupt bisher von einer Eischale umhüllt waren, so bahnen sie sich bald ihren Weg augenscheinlich mit Hilfe ihrer sechs Haken durch die Wandungen des Darmcanals hindurch und werden dann vom Blute oder sonst wie an eine für sie geeignete Stelle übergeführt, woselbst sie ihre nächste Umwandlung erleiden können. Diese kann in der Leber, in den Lungen, in den Muskeln, im Bindegewebe oder selbst im Gehirn vor sich gehen (z. B. *Coenurus cerebralis* im Gehirn der Schafe).

Hier werden sie von einer körnigen Ablagerung der sie umgebenden Gewebe umhüllt, welche ihrerseits von einer Bindegewebskapsel eingeschlossen wird. Im Innern liegt der solide Embryo, dessen Haken in vielen Fällen verschwinden oder wenigstens nicht mehr aufzufinden sind. Bei andern Formen, z. B. *Cysticercus limacis*, bleiben sie sichtbar und bezeichnen dann den vordern Pol des Wurmes (Fig. 98, *c*). Der centrale Theil des Körpers wandelt sich sodann in ein aus hellen kernlosen Bläschen bestehendes Material um. Gleichzeitig mit diesen Veränderungen nimmt der Embryo rasch an Grösse zu; es wird eine Cuticula von seiner äusseren Schicht abgeschieden, in welcher sich gleichfalls eine äussere Lage von Rings- und eine innere Lage von Längsmuskelfasern differenzirt, und nach innen von beiden entsteht eine Schicht körniger Zellen.

Mit dem rapiden Wachsthum des Körpers bildet sich eine centrale Höhle aus, die von Flüssigkeit erfüllt wird, und der Embryo nimmt die Form einer Blase an. Zu gleicher Zeit wird ein System von excretorischen Gefässen, die sich manchmal durch einen hinteren Porus öffnen, in der Wandung der Blase sichtbar.

Nun hat der Embryo den Zustand erreicht, in welchem er als Blasenwurm bezeichnet wird und beinah in jeder Hinsicht mit der Sporocyste eines Trematoden verglichen werden kann (HUXLEY).

Die nächste wichtige Veränderung besteht in der Ausbildung eines Kopfes, welcher zum Kopf der ausgewachsenen *Taenia* wird. Derselbe entsteht in einer Einstülpung der Aussenwand am vordern Ende des Blasenwurmes. Diese Einstülpung stellt eine papillenförmige Hervorragung an der inneren Oberfläche der Wandung des Blasenwurmes dar, mit einer axialen Höhlung, die sich durch ein kleines Loch an der äusseren Fläche öffnet. Die Zellenschicht, welche die Papille darstellt, theilt sich bald in zwei Lamellen, von denen die äussere eine Art von Schutzmembran für die Papille liefert. Diese selbst wandelt sich nun in den Kopf eines Bandwurmes um, der jedoch in eingestülptem Zustande entwickelt wird. Die Saugnäpfe und Haken (wenn letztere vorhanden sind) des Kopfes entwickeln sich an der die axiale Höhlung der Papille begrenzenden Oberfläche, welche in Wirklichkeit morphologisch die Aussenfläche ist, während die scheinbare Aussenfläche der Papille diejenige ist, welche später die

innere Fläche des (anfänglich) hohlen Kopfes darstellt. Bevor die äussere Bewaffnung des Kopfes zur Ausbildung kommt, treten vier longitudinale excretorische Gefässe auf, welche mit denen im Körper des Blasenwurmes zusammenhängen; sie werden durch ein kreisförmiges Gefäss an der Spitze des Kopfes unter einander verbunden.



Fig. 97. *Cysticercus cellulosae.* (Aus GEGENBAUR, nach VON SIEBOLD.) *a.* Schwanzblase; *c.* Vordertheil des Körpers; *d.* Kopf.

Die Entwicklung ist jedoch mit dem einfachen Wachsthum des Kopfes noch keineswegs vollendet, sondern die ganze eingestülpte Papille fährt fort, in die Länge zu wachsen, und liefert den Theil, welcher später einen Abschnitt des Rumpfes darstellt. Schliesslich stülpt sich die ganze Papille nach aussen um und dann hat der Blasenwurm (Fig. 97) die Form eines Kopfes mit ungegliedertem Rumpf und einer Blase — dem Körper des Blasenwurmes — an seinem Hinterende. Die ganze Larve heisst nun ein Cysticercus. Der Ausdruck Scolex, welchen man auch manchmal dafür verwendet, mag am passendsten für den Kopf und Rumpf allein reservirt bleiben. Der Kopf unterscheidet sich von demjenigen des ausgewachsenen Thieres hauptsächlich dadurch, dass er hohl ist.

In Bezug auf die relative Grösse des Kopfes und der Blase der Cysticerci bestehen grosse Verschiedenheiten. Bei den einen Formen ist die Blase sehr klein (Fig. 98), z. B. *Cysticercus limacis*; mittelgross ist sie bei *Cysticercus cellulosae* (Fig. 97) und in einzelnen Formen erscheint sie noch viel grösser. Die embryonalen Haken, wenn sie persistiren, findet man an der Vereinigungsstelle des Rumpfes und der Blase (Fig. 98 *A*, *c*). Obgleich die Mehrzahl der Blasenwürmer nur einen einzigen Kopf entwickelt, so ist dies doch nicht durchweg der Fall. Im Gehirn der Schafe findet man häufig einen Blasenwurm, den sogenannten *Coenurus cerebralis* — die Larve von *Taenia coenurus*, welche im Darmcanale des Hundes schmarotzt — der eine Ausnahme von dieser Regel bildet. Hier tritt gleich von vornherein ein Büschel von drei bis vier Köpfen auf und schliesslich können sich mehrere Hundert Köpfe daraus entwickeln (Fig. 96 *D*). Sie sind gruppenweise an dem einen (dem vordern) Pole des Blasenwurmes angeordnet.

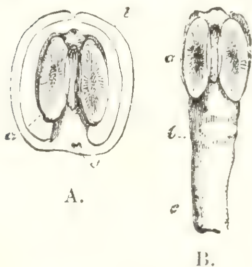


Fig. 98. Cysticercus mit kleiner Schwanzblase. *A.* Der Kopf ist noch eingestülpt. *B.* Mit vorgestülptem Kopfe. *a.* Scolex; b. Schwanzblase; *c.* (in *A.*) sechs Embryonalhaken.

Eine noch complicirtere Form von Blasenwürmern ist der sogenannte *Echinococcus*, welcher in der Leber, den Lungen u. s. w. des Menschen und verschiedener huftragender Säugethiere schmarotzt. Im ausgewachsenen Zustande heisst derselbe *Taenia echinococcus* und bewohnt den Darmcanal des Hundes. Der Blasenwurm, der sich aus dem sechshakigen Embryo entwickelt hat, besitzt in der Regel eine kugelige Form und

wird von einer sehr dicken Cuticula (Fig. 96 *E* und *F*, und Fig. 99) eingehüllt. Er liefert nicht direct die Bandwurmköpfe, sondern nachdem er eine gewisse Grösse erreicht hat, bilden sich an der Innenseite seiner Wandung kleine Vorsprünge, welche bald zu Blasen auswachsen, die nur noch durch Stiele mit den Wandungen der Cyste zusammenhängen (Fig. 96 *F* und 99 *C*). Im Innern dieser Blase bildet sich eine Cuticula aus. Erst in diesen secundären Blasen entstehen nun die Bandwurmköpfe. Nach LEUCKART nehmen sie ihren Ursprung entweder als Auswüchse der Blasenwandung, an deren innerer Fläche sich die Bewaffnung ausbildet und die später sich ausstülpen und nur durch einen dünnen Stiel mit der Wandung der Blase verbunden bleiben, oder sie entstehen von Anfang an als papillenförmige Vorragungen in dem Lumen der Blase, an deren Aussenseite die Bewaffnung zur Ausbildung kommt. Die meisten Beobachter lassen nur die zweite von diesen Entwicklungsformen gelten. Die *Echinococcus*-Larve liefert aber nicht blos die ebenerwähnten kopferzeugenden Larven, sondern gibt auch durch Knospung neuen Cysten den Ursprung, welche in jeder Hinsicht der sie erzeugenden Cyste gleichen. Diese Blasen können sich entweder in das Innere (Fig. 96 *F* und 99 *C*) des Erzeugers oder auch nach aussen hin ablösen. Sie scheinen in den meisten Fällen von den Wandungen der erzeugenden Blase zu entspringen, allein es bestehen hier verschiedene Widersprüche zwischen den vorhandenen Schilderungen des Processes. In den Cysten der zweiten Generation entstehen nun Blasen, innerhalb deren neue Köpfe sich bilden. Während die primitive Cyste heranwächst, wird sie natürlich immer complicirter und die Zahl der Köpfe, welche aus einer einzigen Larve hervorgehen, kann auf diese Weise nahezu ins Unbegrenzte steigen.

Die Cysticerken können lange Zeit ohne weitere Entwicklung liegen bleiben; ja man hat bei einzelnen Menschen constatiren können, dass sie über 30 Jahre lang mit einer solchen *Echinococcus*-Larve behaftet gelebt haben. Wenn jedoch der Cysticercus mit seinem Kopfe vollständig entwickelt ist, so befindet er sich in der Lage, nun in seinen definitiven Wirth überzugehen. Dies findet dadurch statt, dass derjenige Theil eines Thieres, welcher mit Cysticerken behaftet ist, von dem fraglichen Wirth verzehrt wird. Im Darmcanal des letzteren wird die Bindegewebskapsel verdaut, dann erleidet der blasenförmige Schwanzanhang dasselbe Schicksal, während der Kopf sich mit seinen Saugnäpfen und Haken an der Wand des Darmcanals festheftet. Der Kopf und der rudimentäre Rumpf, welche bis zu dieser Zeit hohl waren, werden nun durch Ablagerung eines axialen Gewebes solid und sehr bald gliedert sich der Rumpf in einzelne Segmente, welche als Proglottiden bezeichnet werden (Fig. 99 *A*). Diese Segmente entstehen nicht in der gleichen Reihenfolge wie diejenigen der Chaetopoden, vielmehr ist das jüngste derselben dasjenige, welches dem Kopfe zunächst liegt, und das älteste das am weitesten davon entfernte. Jedes Segment erscheint in Wirklichkeit als ein geschlechtliches Individuum und in der That ist es auch im stande, sich schliesslich abzulösen und einige Zeit ein selbständiges

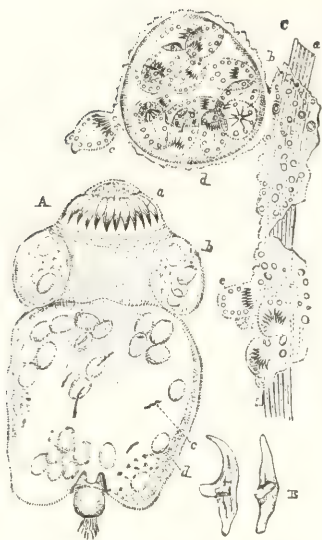


Fig. 99. *Echinococcus veterinorum.* (Aus HUXLEY.)
A. Kopf der Taenia oder Scolex. *a.* Haken; *b.* Saugnäpfe; *c.* Wimpern im Wassergefass; *d.* lichtbrechende Körperchen in der Körperwand.
B. Einzelne Haken.
C. Ein Theil der Cyste. *a.* Cuticula; *b.* membranöse Wand der primären Cyste; *c.* u. *e.* Bandwurmköpfe; *d.* Secundäre Cyste.

Dasein zu führen. In manchen Fällen, z. B. bei *Cysticercus fasciolaris*, kann die Gliederung des Rumpfes bereits beginnen, während die Larve noch in ihrem Zwischenwirthe steckt.

Die Entwicklungsstadien der Cestoden sind somit kurz folgende:

1) Stadium mit entweder bewimperter (*Bothriocephalus* etc.) oder noch in der Eischale eingeschlossener embryonaler Epidermis. Dieses Stadium entspricht dem bewimperten Larvenstadium der Trematoden.

2) Sechshakiges Embryonalstadium nach Abwerfung der embryonalen Epidermis. Während dieses Stadiums wird der Embryo in den Darmcanal seines Zwischenwirthes übergeführt, und nachdem er seinen Weg in die Gewebe desselben gefunden hat, kapselt er sich ein.

3) Während des eingekapselten Stadiums entwickelt er sich zu einem Blasenwurm, welcher der Sporocyste der Trematoden entspricht.

4) Der Blasenwurm entwickelt, während er noch eingekapselt ist, den Kopf mit Saugnäpfen und Haken und wird zu einem Cysticercus. Bei manchen Formen findet auf diesem Stadium eine Vermehrung durch Knospung statt. Kopf und Rumpf werden zusammen als Scolex bezeichnet.

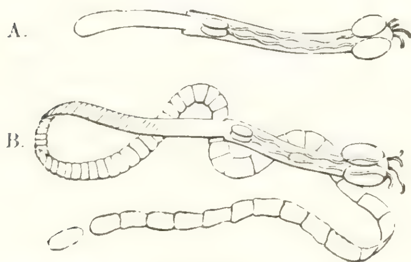


Fig. 99. *Tetrarhynchus.* (Aus GEGENBAUR, nach VAN BENEDEN.)
A. Ungeschlechtliches Stadium.
B. Geschlechtliches Stadium mit reifen Proglottiden.

5) Der Cysticercus gelangt in den zweiten und bleibenden Wirth, indem das von ihm bewohnte Stück verzehrt wird. Die blasenförmigen Ueberbleibsel des Blasenwurmes werden sodann verdaut und durch einen successiven Knospungsprocess entsteht vom Kopfe aus eine Kette von geschlechtlichen Proglottiden, während der Kopf selbst geschlechtslos bleibt.

Die geschilderte Entwicklung ist als ein Fall von complicirter Metamorphose zu betrachten, welche secundär durch die nothwendigen Bedingungen einer parasitischen Lebensweise hervorgerufen wurde, wozu sich

noch ein Wechsel von geschlechtlichen und durch Knospung sich vermehrenden Generationen gesellt hat. Der Generationswechsel tritt erst im letzten Entwicklungsstadium auf, wenn der sogenannte Kopf ohne Geschlechtsorgane durch Knospung eine Kette von geschlechtlichen Formen erzeugt, deren Embryonen, nachdem sie eine complicirte Metamorphose durchlaufen haben, sich wieder in den Bandwurmkopf umwandeln.

Bei *Coenurus* und *Echinococcus* finden wir zwei oder mehrere ungeschlechtliche Generationen zwischen je zwei geschlechtliche eingeschoben. Es ist nicht ganz klar, ob die Erzeugung des Bandwurmkopfes aus dem Blasenwurme nicht vielleicht auch als ein Knospungsvorgang aufzufassen ist. Mehrere Gründe sprechen dafür, den Scolex, z. B. den von *Archigetes*, mit der Cercarie der Trematoden zu vergleichen.

Wie schon aus dem ganzen Verlaufe der Cestodenmetamorphose zu ersehen war, stehen die beiden für die Entwicklung nothwendigen Wirthe gewöhnlich in einer solchen Beziehung zu einander, dass sich der definitive Wirth von dem Zwischenwirth nährt. Als bekannte Beispiele dieser Art können wir anführen: das Schwein, dessen Muskeln von *Cysticercus cellulosae* behaftet sein können, welcher im Darmcanal des Menschen zur *Taenia solium* wird. Auf ähnliche Weise wird ein die Muskeln des Rindes bewohnender *Cysticercus* beim Menschen zur *Taenia mediocanellata*. Der *Cysticercus pisiformis* wird zur *Taenia serrata* des Hundes. Der *Coenurus cerebralis* des Schafgehirnes wird zur *Taenia coenurus* des Hundes. Der *Echinococcus* des Menschen und der pflanzenfressenden Haussäugethiere wird zur *Taenia echinococcus* des Hundes.

Blasenwürmer inficiren nicht allein Säugethiere, sondern auch niedere Wirbelthiere, z. B. verschiedene Fische, welche die Nahrung anderer Fische bilden, und wirbellose Thiere, die gewöhnlich von Wirbelthieren als Wirthen verzehrt werden. Soweit bisher bekannt ist, erlangen die Cestoden (mit Ausnahme von *Archigetes*) ihre Geschlechtsreife nur im Darmcanal von Wirbelthieren.

Die Regel, dass der Zwischenwirth nicht dasselbe Thier ist wie der definitive Wirth, scheint nicht ohne Ausnahme zu gelten.

Redon[1]) hat durch Experimente an sich selbst bewiesen, dass ein einem Menschen entnommener *Cysticercus (cellulosae)* sich im Darmcanal des Menschen zur *Taenia solium* entwickeln kann. Redon verschluckte nämlich vier Cysten eines von einem Menschen stammenden *Cysticercus* und nach drei Monaten gingen mehrere Proglottiden und später auch der Kopf einer *Taenia solium* ab.

Es sind auch mehrere wichtige Variationen der typischen Entwicklung bekannt.

Der sogenannte Kopf oder Scolex kann sich ohne Dazwischentreten eines Blasenstadiums entwickeln. Bei *Archigetes* (Leuckart, No. 227), welcher im Cysticercus-Zustande die Leibeshöhle verschiedener wirbelloser Formen bewohnt (*Tubifex* u. s. w.), streckt sich der sechshakige Embryo

[1]) *Annal. d. Scienc. Nat.*, 6. Ser., Vol. VI. 1877.

in die Länge und zerfällt in zwei Abschnitte, von denen der eine den Kopf liefert, während der andere mit den sechs embryonalen Haken einen der Schwanzblase der übrigen Cysticerken homologen Anhang bildet.

Der Embryo von *Taenia elliptica* geht auf ähnliche Weise in einen Cysticercus über, welcher die Hundelaus *(Trichodectes canis)* inficirt, ohne einen blasenförmigen Zustand zu durchlaufen; vielmehr verschwindet die Schwanzblase, so dass er einfach einen Scolex darstellt. Diese Fälle können, wie mir scheint, jedenfalls als primitivere Vorkommnisse betrachtet werden als die gewöhnlichen, wo der Blasenzustand vermöge der Einwirkung des parasitischen Lebens gewissermaassen gesteigert worden ist.

In einigen Fällen führt die Larve einer *Taenia* bereits im Scolexzustande ein freies Dasein. Eine solche Form, die Larve von *Phyllobothrium*, ist von CLAPARÈDE beobachtet worden [1]). Dieselbe war nicht bewimpert und entbehrte auch einer Schwanzblase, und ohne Zweifel wanderte sie activ von einem Zwischenwirth in ihren bleibenden Wirth über.

Scolexformen ohne Schwanzblase findet man in der Mantelhöhle der Cephalopoden. Dieselben scheinen während ihres Uebergangs von dem Wirthe des Blasenwurmes in denjenigen der geschlechtlichen Form noch einen Zwischenwirth zu bewohnen.

Hinsichtlich des bereits erwähnten *Archigetes* hat LEUCKART (No. 227) gezeigt, dass derselbe im Cysticercuszustande bereits geschlechtsreif wird und somit ein interessantes Beispiel von Paedogenesis liefert. Es ist nicht mit Sicherheit bekannt, ob er unter normalen Umständen den geschlechtsreifen Zustand in einem andern Wirthe erreicht.

Amphilina. Die ersten Stadien dieser interessanten Form wurden von SALENSKY (No. 229) untersucht und zeigten deutliche Verwandtschaft mit denjenigen der eigentlichen Cestoden. Es bildet sich eine provisorische Embryonalhaut wie bei den Cestoden und auch Polzellen treten auf. Innerhalb der provisorischen Haut entsteht dann der Embryo mit zehn Haken. Nach dem Ausschlüpfen wird sogleich die provisorische Haut abgeworfen und die Larve, welche zu dieser Zeit mit einer Schicht sehr feiner Wimpern bedeckt ist, gelangt ins Freie. Ueber die weitere Metamorphose ist nichts bekannt.

LITERATUR.

Turbellaria.

181) ALEX. AGASSIZ. „On the young stages of a few Annelids." *Planaria angulata*. *Annals Lyceum Nat. Hist. of New York*, Vol. VIII. 1866.

182) DALYELL. *Powers of the Creator.*

183) C. GIRARD. „Embryonic development of *Planocera elliptica*." *Journ. of Acad. of Nat. Sc. Philadelphia.* New Series, Vol. II. 1854.

184) ALEX. GOTTE. „Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien." *Zoologischer Anzeiger*. No. 4. 1878.

[1]) *Beobachtungen über Anat. u. Entwickl. Wirbell. Thiere.* Leipzig, 1863.

185) P. Hallez. *Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Thèse à la faculté des Sciences p. le grade d. Docteur ès-sciences naturelles* Lille, 1879.

186) Knappert. „Bijdragen tot de Ontwikkelings-Geschiedenis der Zoetwater-Planarien.“ *Provinciaal Utrechtsch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen.* Utrecht, 1865.

187) W. Keferstein. „Beiträge zur Anat. u. Entwickl. einiger Seeplanarien von St. Malo.“ *Abhandl. d. königl. Gesell. d. Wiss. zu Göttingen.* Bd. XIV. 1868.

188) El. Metschnikoff. „Untersuchungen über die Entwicklung der Planarien.“ *Notizen d. neurussischen Gesellschaft d. Naturforscher.* Odessa, Bd. V. 1877. Siehe Hoffman u. Schwalbe's *Bericht* für 1878.

189) H. N. Moseley. „On *Stylochus pelagicus* and a new species of pelagic Planarian, with notes on other pelagic species, on the larval forms of Thysanozoon, etc.“ *Quart. Journ. of Micr. Science.* Vol. XVII. 1877.

190) J. Müller. „Ueber eine eigenthümliche Wurmlarve aus d. Classe d. Turbellarien, etc.“ *Müller's Archiv f. Anat. u. Phys.* 1850.

191) ——— „Ueber verschiedene Formen von Seethieren.“ *Müller's Archiv f. Anat. u. Phys.* 1854.

Nemertea.

192) J. Barrois. „L'Embryologie des Némertes.“ *Ann. Sc. Nat.* Vol. VI. 1877.

193) O. Bütschli. *Archiv f. Naturgeschichte*, 1873.

194) A. Krohn. „Ueber *Pilidium* u. *Actinotrocha*.“ *Müller's Archiv*, 1858.

195) E. Desor. „Embryology of Nemertes.“ *Proceedings of the Boston Nat. History Society*, Vol. VI. 1848.

196) G. Dieck. „Entwicklungsgeschichte der Nemertinen.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VIII. 1874.

197) C. Gegenbaur. „Bemerkungen über *Pilidium gyrans*, etc.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. V. 1854.

198) C. K. Hoffmann. „Entwicklungsgeschichte von *Tetrastemma tricolor*.“ *Niederländisches Archiv*, Vol. III. 1876 u. 1877.

199) ——— „Zur Anatomie u. Ontogenie von *Malacobdella*.“ *Niederländisches Archiv*, Vol. IV. 1877.

200) W. C. Mc Intosh. *British Annelids. The Nemerteans.* Ray Society, 1873—74.

201) Leuckart u. Pagenstecher. „Untersuchungen über niedere Seethiere.“ *Müller's Archiv*, 1858.

202) E. Metschnikoff. „Studien über die Entwicklung der Echinodermen u. Nemertinen.“ *Mém. Acad. imp. Pétersbourg*, VII. Ser. Tom. XIV. No. 8, 1869.

Trematoda.

203) T. S. Cobbold. *Entozoa.* Groombridge and Son, 1864.

204) ——— *Parasites; a Treatise on the Entozoa*, etc. Churchill, 1879.

205) Filippi. „Mém. p. servir à l'histoire génétique des Trématodes.“ *Ann. Scien. Nat.* 4. Ser., Vol. II. 1854, und *Mem. Acad. Torino*, 1855—1859.

206) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten*, Vol. I. 1863, p. 485 ff.

207) H. A. Pagenstecher. *Trematoden u. Trematodenlarven.* Heidelberg, 1857.

208) C. Th. von Siebold. *Lehrbuch der vergleichenden Anat. wirbelloser Thiere.* Berlin, 1848.

209) J. J. S. Steenstrup. *Generationswechsel.* 1842.

210) R. v. Willemoes-Suhm. „Zur Naturgeschichte d. *Polystomum integerrimum*, etc.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXII. 1872.

211) ——— „Helminthologische Notizen III.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXIII. 1873. Siehe diese Schrift betreffs einer Zusammenfassung der bisherigen Beobachtungen u. der Literatur.

212) G. R. Wagener. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Eingeweidewürmer.* Haarlem, 1855.

213) G. R. Wagener. „Helminthologische Bemerkungen, etc.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. IX. 1859.

214) G. R. Wagener. „Ueber *Gyrodactylus elegans.*“ *Archiv f. Anat. u. Phys.* 1860.

215) E. Zeller. „Untersuchungen über d. Entwicklung d. *Diplozoon paradoxum.*“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXII. 1872.

216) E. Zeller. „Untersuchungen über d. Entwickl. u. Bau d. *Polystomum integerrimum.*“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXII. 1872.

217) E. Zeller. „Weitere Beiträge z. Kenntniss d. Polystomen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXVII. 1876.

Cestoda.

218) Ed. van Beneden. „Recherches sur la composition et la signification de l'œuf.“ *Mém. cour. Acad. roy. Belgique.* Vol. XXXIV. 1868.

219) P. J. van Beneden. „Les vers Cestoïdes considérés sous le rapport physiologique, embryogénique, etc.“ *Bull. Acad. Sciences, Bruxelles.* Vol. XVII. 1850.

220) T. S. Cobbold. *Entozoa.* Groombridge and Son, 1864.

221) —— *Parasites; a treatise on the Entozoa,* etc. Churchill, 1879.

222) Th. H. Huxley. „On the Anatomy and Development of Echinococcus veterinorum.“ *Proc. Zool. Soc.* Vol. XX. 1852.

223) J. Knoch. „Die Naturgeschichte der breiten Bandwürmer.“ *Mém. Acad. Imp. Pétersbourg,* Vol. V. Sér. 7, 1863.

224) F. Küchenmeister. „Ueber d. Umwandlung der Finnen (Cysticerci) in Bandwürmer (Taenien).“ *Prag. Vierteljahrsschrift* 1852.

225) ——— „Experimente über die Entstehung der Cestoden. 2e Stufe zunächst d. *Coenurus cerebralis.*“ Günsburg. *Zeitschr. klin. Med.* IV. 1853.

226) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten,* Vol. I. Leipzig, 1863. Siehe auch die Zusätze am Ende des ersten und zweiten Bandes.

227) R. Leuckart. „*Archigetes Sieboldii,* eine geschlechtsreife Cestodenamme.“ *Zeitschr. f. wiss. Zoologie,* Vol. XXX. Supplement, 1878.

228) El. Metschnikoff. „Observations sur le développement de quelques animaux *(Bothriocephalus proboscideus.)*“ *Bull. Acad. Imp. St. Pétersbourg,* Vol. XIII. 1869.

229) W. Salensky. „Ueber d. Bau u. d. Entwickelungsgeschichte d. *Amphilina.*“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* Vol. XXIV. 1874.

230) Von Siebold. Burdach's *Physiologie.*

231) R. von Willemoes-Suhm. „Helminthologische Notizen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* Vol. XIX. XX. XXII. 1869. 70 u. 73.

VIII. CAPITEL.

ROTIFERA.

Aus vielen Gründen ist eine vollständige Kenntniss der Ontogenie der Rotiferen sehr wünschenswerth. Sie stellen eine Gruppe dar, welche in der Wimperscheibe ein Organ behalten hat, das den Embryonen vieler anderer Gruppen gemeinsam ist, das aber bei den meisten andern Formen im erwachsenen Zustande verloren geht. Im Charakter ihrer Excretionsorgane bieten sie Verwandtschaften mit den Platyelminthen dar, während sie sich in anderer Hinsicht möglicherweise den Arthropoden annähern (z. B. *Pedalion?*). Die interessante *Trochosphaera aequatorialis* von SEMPER gleicht ausserordentlich einer monotrochen Polychaeten-Larve.

Bis auf den heutigen Tag beschränkt sich aber unsere embryologische Kenntniss hauptsächlich auf eine Reihe von Beobachtungen, welche SALENSKY an *Brachionus urceolaris* anstellte, und auf vereinzelte Untersuchungen an andern Larvenformen von HUXLEY u. s. w.

In vielen Fällen legen die Rotiferen Sommer- und Wintereier von ziemlich verschiedener Beschaffenheit ab. Die ersteren sind stets mit einer dünnen Membran versehen und machen häufig die Entwicklung schon im Eileiter durch. Sie schlüpfen im Herbste aus. Die Wintereier dagegen sind stets mit einer dicken Schale ausgerüstet.

Die Sommereier sind von zweierlei Art, nämlich kleine Eier, aus welchen Männchen, und grössere, aus welchen Weibchen hervorgehen. Auf Grund der Angaben von COHN (Nr. 232) glaubt man, dass sie sich parthenogenetisch entwickeln. Im Sommer findet man nämlich keine Männchen und diese scheinen in der That nur aus Sommereiern hervorzugehen. COHN's Beobachtungen, besonders diejenigen über *Conochilus volvox* sind jedoch noch nicht ganz befriedigend. HUXLEY (Nr. 234) kam zu dem Schlusse, dass sich die Wintereier von *Lacinularia* ohne vorhergehende Befruchtung entwickelten.

Folgendes sind die wichtigsten Ergebnisse von SALENSKY's Beobachtungen (Nr. 236) an *Brachionus urceolaris*.

Das Ei ist mittels eines kurzen Stieles am Hinterende des Körpers des weiblichen Thieres angeheftet, in welcher Lage es seine

Entwicklung durchmacht. Es wird besser sein, die Entwicklung des Weibchens und des Männchens getrennt zu behandeln und mit dem ersteren zu beginnen. Das weibliche Ei zerfällt in zwei ungleiche Kugeln, von denen die kleinere sich in den folgenden Stadien rascher furcht als die grössere. Die Furchung endet mit der Bildung einer epibolischen Gastrula. Die solide innere Zellenmasse, welche aus der grösseren Kugel hervorging, stellt das Hypoblast dar und ist körnchenreicher als das Epiblast. Die Entwicklung des Embryos beginnt mit der Entstehung einer Grube an der Bauchfläche, an deren Boden sich das Stomodaeum durch Einstülpung bildet. Am hinteren Ende der Vertiefung erhebt sich ein rundlicher Vorsprung, welcher schliesslich zum Schwanzanhang oder Fuss wird. Unmittelbar hinter dem Munde entsteht eine Unterlippe.

Zu den Seiten der centralen Vertiefung erheben sich zwei Wülste, welche die seitliche Umgrenzung der Räder-Scheibe bilden. Sie scheinen sich mit der Unterlippe zu vereinigen.

In einem späteren Stadium grenzt sich der vordere Theil des Körpers als praeoraler Lappen gegen den hinteren ab und das Hypoblast wird zu gleicher Zeit nach dem hinteren Theile zurückgedrängt. Das obere Schlundganglion entsteht sehr früh als epiblastische Verdickung der Dorsalseite des praeoralen Lappens.

Die ersten Wimpern kommen auf der Spitze des praeoralen Lappens zum Vorschein. In späterer Zeit vereinigen sich die beiden Wülste der Räderscheibe dorsal und umfassen auf diese Weise den praeoralen Lappen vollständig. Dann bedecken sie sich mit einem Wimperkranze, zu welchem später noch ein zweiter Kranz hinzukommt, wodurch der doppelte Kranz des erwachsenen Thieres vervollständigt ist.

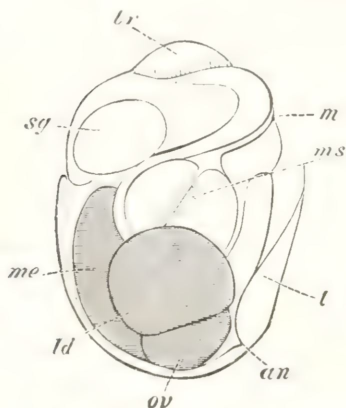


Fig. 100. Embryo von *Brachionus urceolaris* kurz vor dem Ausschlüpfen. (Nach SALENSKY.)

m. Mund; *ms.* Kauapparat; *me.* Mesenteron; *an.* After; *ld.* Seitendrüse; *ov.* Eierstock; *t.* Schwanz; *tr.* Wimperscheibe; *sg.* Oberes Schlundganglion.

Am Rumpfe zeigt sich eine Andeutung einer Theilung desselben in zwei Segmente bald nach der Entwicklung des praeoralen Lappens. Noch vor dieser Zeit hat sich das Proktodaeum als seichte Grube unmittelbar hinter dem Ursprung des Fusses ausgebildet. Das letztere Gebilde erscheint bald zugespitzt und gabelig getheilt (Fig. 100, *t.*).

Die vollständige Ausbildung des Darmcanals findet erst spät statt. Das Stomodaeum (Fig. 100) lässt einen Mund (*m*), einen Oesophagus und einen Kauapparat (*ms*) entstehen. Das Mesenteron hat sich aus dem medianen Theil des Hypoblasts gebildet, während die lateralen Theile des letzteren grossen seitlichen Drüsengebilden (*ld*),

die sich in den Magen öffnen, den Eierstöcken (?) (*ov*) u. s. w. den Ursprung zu geben scheinen. Das Proktodaeum wird zur Cloake und zum After (*an*). Die Entstehung des Mesoblasts ist noch nicht sicher bekannt. Der Panzer bildet sich, bevor die Larve ausschlüpft, was nicht eher stattfindet, als bis die Larve dem fertigen Thiere fast vollständig gleicht.

Die ersten Entwicklungsstadien des Männchens gleichen ausserordentlich denen des Weibchens und der wichtigste Unterschied scheint nur darin zu bestehen, dass die Ausbildung des Männchens auf einem gewissen Punkte stehen bleibt. Die Larven von *Lacinularia* (HUXLEY, Nr. 234) sind mit einem praeoralen Wimperkranze, welcher zwei Augenflecken enthält[1]), und einem perianalen Wimperbüschel versehen. Sie erhalten dadurch eine grosse Aehnlichkeit mit manchen telotrochen Polychaeten-Larven.

SALENSKY hat die Larve von *Brachionus* mit derjenigen der Cephalophoren Mollusken verglichen, ganz besonders mit der Larve von *Calyptraea*, an welcher er wichtige Beobachtungen angestellt hat. Der praeorale Lappen mit dem Wimperkranze lässt sich ohne Zweifel mit dem Velum der Molluskenlarven in Vergleich stellen, allein ebensogut ist auch, wie HUXLEY zuerst gezeigt hat, ein Vergleich mit dem bewimperten praeoralen Lappen der Larven vieler Würmer zulässig. Es verdient ferner hervorgehoben zu werden, dass sich die Wimperscheibe eines Räderthieres vom Velum eines Mollusks dadurch unterscheidet, dass die Augen und Ganglien dorsal davon liegen und nicht wie beim Velum der Mollusken innerhalb desselben. Nur die Larve von *Lacinularia* scheint eine Ausnahme davon zu bilden, indem angegeben wird, dass ihre beiden Augenflecken innerhalb des Wimperkranzes liegen. Wichtiger für die Vergleichung ist wohl der sogenannte Fuss (Schwanz), welcher beim Embryo als Vorragung zwischen Mund und After entsteht und in dieser Hinsicht genau dem Molluskenfusse entspricht.

Wenn SALENSKY's Vergleichung richtig ist, — und es lässt sich manches zu Gunsten derselben beibringen — so ist der Schwanz oder Fuss der Rotiferen nicht ein postanaler Abschnitt des Rumpfes, sondern ein ventraler Anhang desselben und die Gliederung, welche er häufig zeigt, lässt sich nicht mit einer wahren Segmentirung des Rumpfes vergleichen. Wenn die Räderthierchen, was nicht ganz unmöglich erscheint, Verwandtschaftsbeziehungen mit den Crustaceen besitzen, so lässt sich der Fuss vielleicht am besten mit dem eigenthümlichen ventralen Dorn der Nauplius-Larve von *Lepas fascicularis* vergleichen (siehe das Capitel über die Crustaceen), welche durch die Anordnung ihrer Dornen und andere Merkmale gleichfalls eine Art von Gliederung aufweist.

[1]) In LEYDIG's Abbildung der Larve, *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. III. 1851, liegen die Augenflecken gerade noch ausserhalb des Wimperkranzes.

LITERATUR.

232) F. Cohn. „Ueber d. Fortpflanzung der Räderthiere." *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. VII. 1856.

233) F. Cohn. „Bemerkungen über Räderthiere." *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. IX. 1858 u. Vol. XII. 1862.

234) T. H. Huxley. „*Lacinularia socialis.*" *Trans. of the Microscopical Society*, 1853.

235) Fr. Leydig. „Ueber d. Bau u. d. systematische Stellung d. Räderthiere." *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. VI. 1854.

236) W. Salensky. „Beitr. z. Entwickl. von *Brachionus urceolaris.*" *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXII. 1872.

237) C. Semper. „Zoologische Aphorismen. *Trochosphaera aequatorialis.*" *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXII. 1872.

IX. CAPITEL.

MOLLUSKEN.[1]

Obgleich die Mehrzahl der wichtigsten Entwicklungsvorgänge sämmtlichen Mollusken gemeinsam sind, so zeigen doch auch zahlreiche der Unterabtheilungen deutlich ausgeprägte eigenthümliche Larventypen. Es erscheint aus diesem Grunde passender, bei Besprechung der Larvencharaktere nach einander die verschiedenen Unterabtheilungen durchzunehmen, dagegen bei der Schilderung der Entwicklung der Organe die ganze Gruppe auf einmal in Betracht zu ziehen.

Ausbildung der Keimblätter und der Larvencharaktere.

ODONTOPHORA.

Gasteropoda und Pteropoda. Es besteht hinsichtlich der allgemeinen Larvencharaktere eine sehr innige Uebereinstimmung zwischen Gasteropoden und Pteropoden, allein in Folge des Umstandes,

[1]) Die in diesem Capitel befolgte Eintheilung der Mollusken geht aus nachstehender Tabelle hervor.

I. ODONTOPHORA.
- 1) *Gasteropoda.*
  - a. Prosobranchiata.
  - b. Opisthobranchiata.
  - c. Pulmonata.
  - d. Heteropoda.
- 2) *Pteropoda.*
  - a. Gymnosomata.
  - b. Thecosomata.
- 3) *Cephalopoda.*
  - a. Tetrabranchiata.
  - b. Dibranchiata.
- 4) *Polyplacophora.*
- 5) *Scaphopoda.*

II. LAMELLIBRANCHIATA
- a. Dimya.
- b. Monomya.

dass die Eier der verschiedenen Arten sich in Bezug auf die Menge des Nahrungsdotters ausserordentlich verschieden verhalten, kommen auch beträchtliche Unterschiede hinsichtlich der Bildungsweise der Keimblätter und des Darmcanals zum Vorschein.

Die Furchungskugeln scheiden sich schon in einem sehr frühen Furchungsstadium [1]) in zwei Kategorien, von denen die eine hauptsächlich dem Hypoblast, die andere vorzugsweise dem Epiblast den Ursprung zu geben bestimmt ist. Je nachdem viel oder wenig Nahrungsdotter vorhanden ist, sind die Hypoblastkugeln entweder ausserordentlich gross oder verhältnissmässig klein; in allen Fällen aber liegen die Epiblastzellen an dem einen Pol, welchen wir den Bildungspol nennen können, und die Hypoblastzellen nehmen den entgegengesetzten Pol ein. Ist der Umfang des Nahrungsdotters sehr gross, so ist die Zahl der Hypoblastkugeln entsprechend klein. Bei *Aplysia* z. B. finden sich nur zwei solcher Kugeln. In anderen Fällen dagegen, wo nur wenig Nahrungsdotter vorhanden ist, können es deren beinah ebensoviel sein wie Epiblastzellen. Bei allen diesen Formen jedoch entsteht, wie zuerst von LANKESTER und SELENKA gezeigt wurde, eine Gastrula, entweder durch normale Einstülpung wie bei *Paludina* (Fig. 107), oder durch Epibolie wie bei *Nassa mutabilis* (Fig. 105). In beiden Fällen wird das Hypoblast vollständig vom Epiblast umschlossen. Der Blastoporus liegt stets dem ursprünglichen Bildungspol gegenüber. In der grossen Mehrzahl der Fälle (d. h. bei den marinen Gasteropoden, den Heteropoden und Pteropoden) verengert sich der Blastoporus allmählich bis auf eine kreisförmige Oeffnung, welche schliesslich die Lage des Mundes einnimmt. Er verschliesst sich später oder bleibt an dieser Stelle dauernd offen. Manchmal auch bleibt der Blastoporus dauernd offen, wird aber zum After. Das am besten beobachtete Beispiel dieser Art ist *Paludina vivipara*, für welche LANKESTER diese Erscheinung zuerst nachwies (Nr. 263).

In manchen Fällen nimmt der Blastoporus vor seinem Verschlusse eine sehr schmale spaltförmige Gestalt an und scheint sich dann längs der ganzen späteren Bauchfläche des Körpers vom Munde bis zum After auszudehnen. Dies scheint nach LANKESTER (Nr. 262) bei *Lymnaeus* der Fall zu sein; während aber LANKESTER glaubt, dass der Verschluss vom oralen nach dem aboralen Ende fortschreite, behaupten andere Untersucher, dass die entgegengesetzte Richtung eingehalten werde. FOL (Nr. 249) hat gleichfalls eine ähnliche Form des Blastoporus beschrieben. Bei einem unbestimmten marinen Gasteropoden mit embolischer Gastrula, den ich selbst zu Valparaiso beobachten konnte, hatte der Blastoporus dieselbe langgestreckte Form wie bei *Lymnaeus*, aber er gelangte bald vollständig zum Verschluss mit Ausnahme des oralen Endes; ob jedoch nicht auch dieses schliesslich verschwand, konnte nicht ermittelt werden. Es ist wahrschein-

[1]) Was die Furchung betrifft, so verweise ich den Leser auf Seite 94 bis 97 und auf die specielle Beschreibung der einzelnen Typen.

lich, dass die typische Form des Blastoporus in der langgestreckten, von LANKESTER und mir beobachteten Gestalt gegeben ist, von welcher dann ein unverschlossener Abschnitt, gleichgültig an welchem Ende, übrig bleiben kann, und dass sich von diesem primitiven Zustande die verschiedenen obenerwähnten Modificationen abgeleitet haben [1]).

Bevor der Blastoporus verschwindet oder sich in die orale oder anale Oeffnung umwandelt, kommt eine Anzahl sehr wichtiger Embryonalorgane zum Vorschein; allein ehe wir diese beschreiben, wird es besser sein, kurz anzugeben, was wir hinsichtlich der dritten embryonalen Schicht oder des Mesoblasts wissen.

Diese Schicht entsteht im allgemeinen aus einer Anzahl von Zellen an den Rändern des Blastoporus, welche sodann allmählich dorsalwärts und nach vorn hinwandern und eine vollständige Trennungsschicht zwischen Epiblast und Hypoblast darstellen. Dieser allgemeine Bildungsmodus des Mesoblasts lässt sich aus Fig. 107 ersehen, wo drei Entwicklungsstadien von *Paludina* abgebildet sind.

In manchen Fällen geht das Mesoblast aus gewissen Furchungskugeln hervor, welche in ihrer Grösse zwischen den Epiblast- und den Hypoblastkugeln in der Mitte stehen. Dies ist der Fall bei *Nassa mutabilis*, wo das Mesoblast auftritt, wenn das Epiblast erst eine sehr kleine Decke am Bildungspol des Eies darstellt, und hier begleiten auch die Mesoblastzellen diejenigen des Epiblasts bei ihrer ganzen Ausbreitung über das Hypoblast (Fig. 105).

In anderen Fällen bleibt die eigentliche Abstammung der Mesoblastzellen ganz ungewiss. Vielleicht sprechen die Thatsachen noch am ehesten zu Gunsten ihres Ursprungs aus dem Hypoblast. Ebenso ist es noch unausgemacht, ob das Mesoblast zur Zeit seiner Entstehung bilateral-symmetrisch ist oder nicht. Nach RABL soll ersteres bei *Lymnaeus* der Fall sein [2]).

Bei *Paludina* wird das Mesoblast zweischichtig und zerfällt dann in eine splanchnische und eine somatische Lage, von denen sich die

[1]) RABL (Nr. 268) beschreibt einen Blastoporus von gleicher Form bei *Planorbis*, der sich am Munde schliesst.

[2]) RABL (268) hat ganz neuerdings eine noch ausführlichere Darstellung, als sie von früheren Beobachtern existirte, über den Ursprung des Mesoblasts bei *Planorbis* gegeben. Er findet, dass dasselbe aus der hintersten der vier grossen Zellen hervorgeht, welche während der ganzen Furchung unverändert bleiben. Durch die Theilung dieser Zelle bilden sich zwei „Mesoblasten", je einer zu jeder Seite der Mittellinie, am hintern Ende des Embryos. Jeder derselben theilt sich dann abermals in zwei, einen vordern und einen hintern. Durch die weitere Theilung dieser Mesoblasten entstehen dann zwei gerade verlaufende Reihen von Mesoblastzellen — die Mesoblaststreifen —, welche nach vorn gerichtet sind und der Quere nach in zwei Abschnitte zerfallen, einen vordern und einen hintern, welche von den entsprechenden Mesoblasten ausgehen.

Wenn RABL's Darstellung genau ist, so besteht eine auffallende Aehnlichkeit im Ursprung des Mesoblasts zwischen den Mollusken und den Chaetopoden. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass die Mesoblaststreifen (wie bei *Lumbricus*) nicht allein aus den Theilungsproducten der Mesoblasten, sondern auch aus Zellen hervorgehen, welche von einem oder von beiden primären Keimblättern hervorsprossen.

erstere dem Hypoblast anlegt und die musculöse und Bindegewebswandung des Darmcanals liefert, während die letztere mit dem Epiblast sich vereinigt und die musculöse und Bindegewebswandung des Körpers und andrer Theile liefert. Die beiden Schichten bleiben jedoch durch protoplasmatische Streifen mit einander verbunden und der Raum zwischen ihnen stellt die Leibeshöhle dar (Fig. 107). In den meisten Fällen scheint anfänglich noch keine scharfe Trennung des Mesoblasts in zwei Schichten vorhanden zu sein, sondern die ganze Schicht zeigt die Form eines zerstreuten Netzwerkes von Zellen zwischen Epiblast und Hypoblast. Schliesslich stellen einzelne dieser Zellen eine bestimmte Schicht längs der Wandungen des Darmcanals dar und liefern auf diese Weise das splanchnische Mesoblast, während aus den übrigbleibenden Zellen sich das somatische Mesoblast bildet.

Wir müssen nun zum Embryo auf der Stufe zurückkehren, wo der Blastoporus sich zu verengern beginnt. Vor allem wird es nothwendig sein, uns über die Bezeichnungen zu verständigen, welche wir den verschiedenen Regionen des Körpers beilegen wollen — und dies wird sich am besten erreichen lassen, wenn wir von einer vollständig ausgebildeten Larve ausgehen, wie z. B. von der in Figur 101 dargestellten. Für die ventrale Fläche halte ich die, welche zwischen Mund (*m*) und After liegt und welche in der Abbildung ziemlich genau mit *i* bezeichnet ist. Als grösserer Vorsprung an dieser Bauchfläche tritt der Fuss (*f*) hervor. Die lange Axe des Körpers, in dieser Periode wenigstens, wenn auch nicht nothwendigerweise bei dem fertigen Thiere, geht durch den Mund und die Schalendrüse (*shs*), während als dorsale Fläche die der ventralen Fläche gegenüberliegende zu betrachten ist.

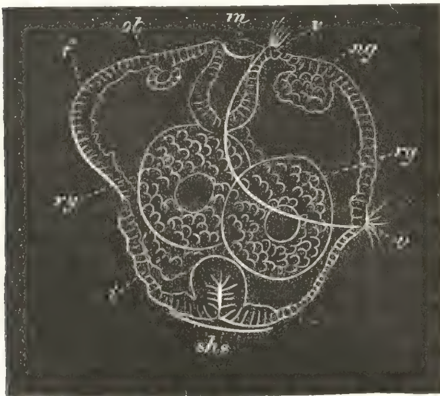


Fig. 101. Diagramm eines Embryos von *Pleurobranchidium*. (Nach LANKESTER.)
f. Fuss; *ot*. Otocyste; *m* Mund; *v*. Velum; *ng*. Ganglion; *ry*. Ueberrest der Dotterkugeln; *shs*. Schalendrüse; *i*. Darmcanal.

Bevor der Blastoporus seinen definitiven Zustand erreicht hat, kommen drei Organe zum Vorschein, welche für die typische Molluskenlarve ausserordentlich charakteristisch sind. Diese Organe sind 1) das Velum, 2) die Schalendrüse und 3) der Fuss.

Das Velum ist ein provisorisches Larvenorgan, das die Form eines praeoralen Wimperkranzes hat, welcher von einem Zellenwulst getragen wird und oft eine doppelte Reihe darstellt, deren ventrales Ende unmittelbar über dem Munde liegt. Seine typische Lage ist aus Fig. 101, *v* zu ersehen. Es finden sich erhebliche Verschiedenheiten in der Art und Weise und dem Umfange

seiner Ausbildung u. s. w., allein wir haben keinen Anlass, sein vollständiges Fehlen bei irgend einer Gruppe der Gasteropoden oder Pteropoden anzunehmen. In wenigen Einzelfällen, besonders bei viviparen Formen und Landpulmonaten ist jedoch sein Fehlen in der That constatirt worden. SEMPER (Nr. 274) war auch nicht im stande, es bei *Vitrina*, *Bulimus citrinus*, *Vaginulus luzonicus* und *Paludina costata* aufzufinden. Höchst wahrscheinlich fehlt es ferner bei *Helix* u. s. w.

In manchen Fällen, z. B. *Limax* (GEGENBAUR), *Neritina* (CLAPARÈDE), *Pterotrachaea* (GEGENBAUR), soll die Larve vor der Ausbildung des Velums mit einer gleichförmigen Hülle von Wimpern bedeckt sein, allein die Untersuchungen von FOL haben sehr erhebliche Zweifel in Betreff dieser Behauptungen wachgerufen. Bei vielen Nudibranchiaten (HADDON) findet sich ferner ein mehr oder weniger vollständiger postoraler Kranz kleiner Wimpern, welcher noch zum Velum gehört.

Die Wimpern des Velums verursachen eine Rotation der Larve innerhalb der Eikapsel. In den meisten Fällen (*Paludina* etc.) entwickeln sich auch Wimpern am Fusse und auf einem kleinen analen Felde.

Die Schalendrüse entsteht in Form einer Epiblastverdickung am Hinterende der dorsalen Seite. In dieser Verdickung bildet sich bald eine tiefe Einstülpung (Fig. 101, *shs*), in welcher ein chitinöser Pfropf zum Vorschein kommen kann (*Paludina*, *Cymbulia* ? u. s. w.), und bei abnorm gebildeten Larven findet sich allgemein ein solcher chitinöser Pfropf.

Der Fuss ist eine einfache Vorragung des Epiblasts an der ventralen Fläche, in deren Innerem in der Regel eine Anzahl von Mesoblastzellen liegt (Fig. 101, *f*). Die soeben beschriebene Larvenform ist von LANKESTER als die Trochosphaeren-Larve bezeichnet worden.

Bevor wir die weiteren äusseren Veränderungen, welche die Larve erleidet, besprechen, wird es besser sein, die Geschichte des eingestülpten Hypoblasts bis ans Ende zu verfolgen.

Das Hypoblast hat nach seiner Einstülpung entweder die Form eines Sackes (Fig. 102) oder einer soliden Masse (Fig. 101). Mag der Mund aus dem Blastoporus hervorgegangen sein oder nicht, jedenfalls bildet sich der bleibende Oesophagus aus Epiblastzellen, so dass der Oesophagus und die Mundhöhle stets von Epiblast ausgekleidet sind. Wenn der Blastoporus dauernd offen bleibt, so wächst der äussere Theil des Oesophagus als vorspringender Wulst rings um diese Oeffnung herum.

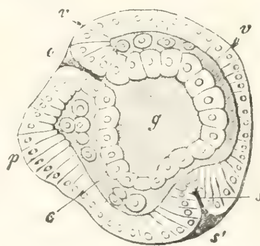


Fig. 102. Embryo eines Heteropoden. (Aus GEGENBAUR, nach FOL.)
o. Mund; *v*. Velum; *g*. Archenteron; *p*. Fuss; *c*. Leibeshöhle; *s*. Schalendrüse.

Der mesenterische Sack selbst differenzirt sich in einen an den Oesophagus

grenzenden Magen, eine Leber, die sich unmittelbar dahinter öffnet, und einen Enddarm. Die Zellen, welche die Leberdivertikel und manchmal auch diejenigen des Magens bilden, können schon während des Larvenlebens in ihrem Innern eigenthümliche Eiweissproducte ausscheiden, welche gewöhnlichem Nahrungsdotter ähnlich sind.

Das Proktodaeum entsteht in der Regel später als der Mund, ausser wenn es vom Blastoporus herstammt. Häufig geht es aus einem Paar vorragender Epiblastzellen hervor, die symmetrisch zur ventralen Medianlinie hinter dem Fusse liegen. Schliesslich stellt es eine sehr seichte Einstülpung dar, welche auf den Enddarm stösst. Seine Oeffnung ist der After. Dieser, obgleich er anfänglich stets eine symmetrische und ventrale Lage hat, öffnet sich doch später, nach der Bildung der Mantelhöhle, gewöhnlich in diese und zwar auf der rechten und dorsalen Seite.

In den Fällen, wo sich das Hypoblast nicht in Form eines Sackes einstülpt, erscheint die Bildung des Mesenterons etwas complicirter, wie im Folgenden beschrieben werden wird.

Aus dem Trochosphaerenstadium geht die Larve in das nächste über, welches LANKESTER das Veligerstadium genannt hat (Fig. 103) und welches ganz besonders für die Gasteropoden und Pteropoden charakteristisch ist.

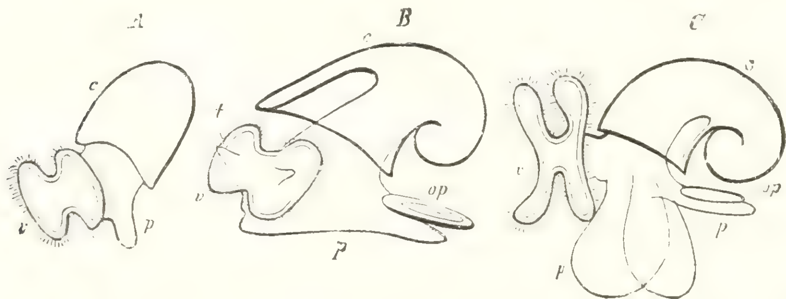


Fig. 103. Larven von kopftragenden Mollusken im Veligerstadium. (Aus GEGENBAUR.)

A. und *B.* Ein jungeres und ein alteres Stadium eines Gasteropoden. *C.* Pteropode (*Cymbulia*). *v.* Velum; *c.* Schale; *p.* Fuss; *op.* Operculum; *t.* Tentakel.

Die Schalendrüse (mit wenigen, später zu erwähnenden Ausnahmen) des vorhergehenden Stadiums flacht sich ab und stellt ein scheibenförmiges Feld dar, auf dessen Oberfläche eine zarte Schale zum Vorschein kommt, während sich das Epiblast an den Rändern der Scheibe etwas verdickt. Das scheibenförmige Feld ist der Mantel. Der Rand des Feldes und mit ihm die ganze Schale vergrössert sich nun ausserordentlich rasch, besonders in dorsaler Richtung. Bis zu dieser Zeit ist der Embryo symmetrisch gewesen, aber bei den meisten Gasteropoden dehnen sich die Schale und der Mantel viel stärker nach der linken als nach der rechten Seite hin aus und es entsteht die Anlage der bleibenden spiralig gewundenen Schale.

Der Rand des Mantels stellt eine vorspringende Lippe dar, welche den dorsal liegenden Eingeweidesack vom Kopf und Fuss abgrenzt. Dann erscheint eine Einstülpung, bei den Gasteropoden gewöhnlich auf der rechten Seite, und dehnt sich mit der Zeit bis auf die Rückenseite aus (Fig. 103 *B*). Es geht daraus die Mantel- oder Kiemenhöhle hervor und zugleich werden darin die Oeffnungen der Verdauungs-, der Geschlechts- und der Nierenorgane aufgenommen. Bei den meisten Pteropoden entsteht sie gleichfalls auf der rechten Seite, um sich dann aber in der Regel gegen die ventrale Fläche hin auszudehnen (Fig. 103 *C*). Innerhalb der Mantelhöhle kommen die Kiemen bei den Gruppen, welche überhaupt solche besitzen, in Form solider, häufig bewimperter Fortsätze zum Vorschein. Sie sind von Epiblast bekleidet und enthalten einen Kern von Mesoblast. Bald darauf werden sie hohl und contractil.

Bei den typischen Formen verliert das Velum seine einfache kreisförmige Gestalt und wird zu einem vorspringenden zweilappigen Organ, welches der Larve nach dem Auskriechen zur Locomotion dient (Fig. 103 *B* und *C*). Der Grad der Ausbildung des Velums variirt aber ausserordentlich. Bei den Heteropoden wird es ganz besonders gross und bei *Atalanta* erscheint es sechslappig, indem jede laterale Hälfte in drei Abtheilungen zerfällt. Sein vorspringender Rand ist gewöhnlich mit mehreren Reihen langer Cilien ausgerüstet, während unterhalb desselben kurze Cilien sitzen, welche dem Munde Nahrung zuführen. Viele Formen bleiben lange Zeit im Besitz desselben. Auf dem vom Velum umschriebenen Felde treten die Tentakel und die Augen auf (Fig. 103 *B*). Die letzteren entstehen gewöhnlich an der Basis der Tentakel.

Der Fuss erlangt bei den meisten Formen eine ansehnliche Grösse. Auf der dorsalen Fläche seines Hinterendes entsteht das Operculum als chitinige Platte, welche sich ziemlich ebenso wie die Schale in einer von verdicktem Epiblast ausgekleideten Vertiefung ausbildet (Fig. 103 *B* und *C*, *op*). Bei den typischen Larvenformen lassen sich am Fusse nur der vordere abgeflachte, zur Locomotion dienende und der hintere Opercularabschnitt unterscheiden, die Heteropoden und Pteropoden aber zeigen eigenthümliche Modificationen des Fusses, welche bei diesen Gruppen beschrieben werden sollen. Sehr häufig ist der Fuss reichlich mit Wimpern bedeckt und Gehörbläschen entwickeln sich frühzeitig in seinem Innern (Fig. 101 *ot*).

Sämmtliche Gasteropoden und Pteropoden besitzen eine schalentragende Larvenform gleich der eben beschriebenen, wovon nur wenige Formen, wie *Limax* und vielleicht noch andere Pulmonaten eine Ausnahme machen, bei denen sich die Schalendrüse verschliesst und eine innere Schale liefert.

Die hierauf folgende Metamorphose nimmt je nach den Gruppen einen sehr verschiedenen Verlauf, in allen Fällen aber ist sie vom Verschwinden des Velums begleitet, wenn auch manchmal Ueberreste desselben als subtentaculäre Lappen (*Lymnaeus*, LANKESTER) oder als Lippententakel (*Tergipes*, NORDMANN) persistiren können. Bei den

prosobranchiaten Gasteropoden fügt sich der Larvenschale allmählich eine bleibende Schale an, von welcher sie häufig ganz verdrängt wird, obgleich die freischwimmende Veligerlarve lange Zeit in diesem Zustand existiren kann. Auch bei vielen Opisthobranchiaten geht die Schale im ausgewachsenen Zustand verloren, bei anderen nimmt sie an Umfang ab. LANKESTER, der sich ganz besonders mit den ersten Stadien dieser Gruppe beschäftigte, hat gezeigt, dass die Larven fast in jeder Hinsicht mit denen der Prosobranchiaten übereinstimmen. Sie sind alle mit einer subnautiloiden Schale und einem deckeltragenden Fuss etc. ausgerüstet. Die Metamorphose ist leider nur für wenige Formen genügend erforscht worden. Bei den Heteropoden und Pteropoden geht die embryonale Schale in vielen Fällen mit der vollen Ausbildung verloren.

Die folgenden Abschnitte enthalten nun eine eingehendere Darstellung des Entwicklungsganges in den verschiedenen Gruppen der Gasteropoden und Pteropoden, welche das nothwendigerweise nur skizzenhafte Bild, das auf den vorhergehenden Seiten zu entwerfen versucht wurde, ergänzen soll.

Gasteropoda. Um die Entwicklung der Gasteropoden zum Verständniss zu bringen, gebe ich eine ausführliche Beschreibung zweier Typen, nämlich von *Nassa mutabilis* und von *Paludina vivipara*.

Nassa mutabilis. Diese Form, deren Entwicklung von BOBRETZKY (No. 242) sehr genau verfolgt wurde, soll uns als Beispiel eines marinen Gasteropoden mit grossem Nahrungsdotter dienen. Die Furchung wurde bereits S. 97 beschrieben. Wir können daher gleich mit einem der

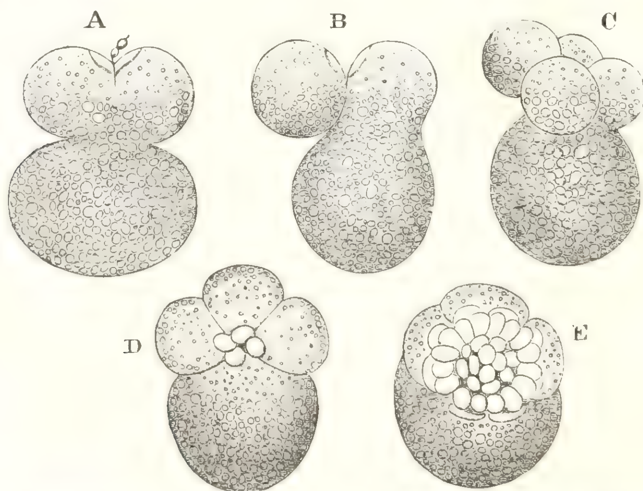


Fig. 164. Furchung von *Nassa mutabilis* (nach BOBRETZKY). *A.* Die obere Halfte ist in zwei Segmente zerfallen. *B.* Eines derselben ist wieder mit der grosseren unteren Halfte verschmolzen. *C.* Vier kleine und ein grosses Segment; mit dem letzteren hat sich eines der ersteren vereinigt. *D.* Jedes der vier Segmente hat je ein neues ganz kleines Segment erzeugt. *E.* Die kleinen Segmente haben sich auf sechsunddreissig vermehrt.

späteren Furchungsstadien beginnen. Der Embryo besteht dann aus einem Deckel kleiner Zellen, die als Blastoderm zu bezeichnen sind, welches auf vier grossen Dotterzellen aufruht, unter denen eine die übrigen an Grösse weit übertrifft (Fig. 104 *A*). Die kleinen und die grossen Zellen sind durch eine Furchungshöhle von einander geschieden. Die allgemeinen Züge dieses Stadiums sind aus Fig. 105 *A*

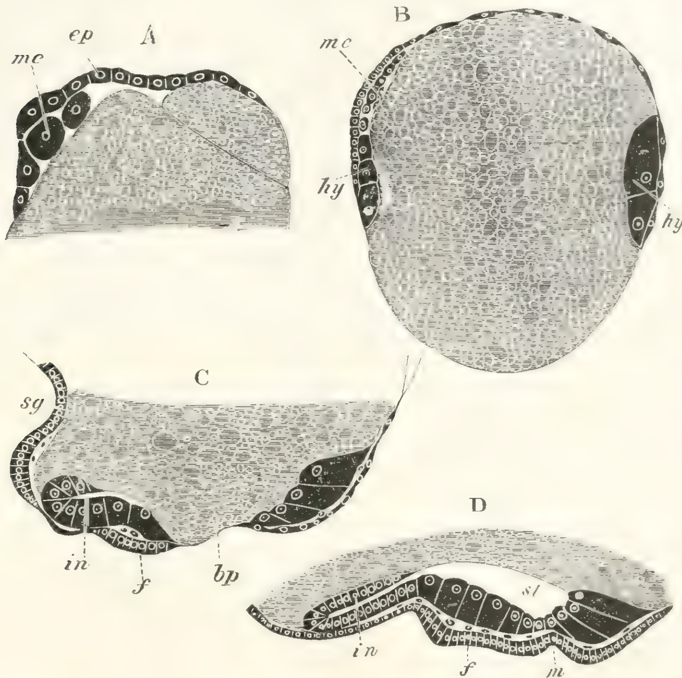


Fig. 105. Längsschnitte durch den Embryo von *Nassa mutabilis*. (Nach BOBRETZKY.)

A. Stadium mit der ersten Anlage des Mesoblasts.

B. Stadium mit halb umwachsenem Dotter. Das Hypoblast tritt an den Lippen des Blastoporus auf.

C. Stadium mit beinah verschlossenem Blastoporus (*bp*).

D. Nach Verschluss des Blastoporus.

ep. Epiblast; *me.* Mesoblast; *hy.* Hypoblast; *bp.* Blastoporus; *in.* Darmcanal; *st.* Magen; *f.* Fuss; *sg.* Schalendrüse; *m.* Mund.

zu ersehen, welche einen Längsschnitt durch die grösste Dotterzelle und eine der kleineren ihr gegenüberliegenden Dotterzellen darstellt. Das Blastoderm ist grösstentheils einschichtig, am Rande desselben aber sieht man auf der grössten Dotterzelle unterhalb des peripherischen Blastodermabschnitts zwei einzelne Zellen liegen (*me*). Diese Zellen stellen die Anlage des Mesoblasts dar. In den späteren Entwicklungsstadien wächst das Blastoderm immer weiter über die Dotterzellen hinweg und dabei wandern die drei kleineren Dotterzellen mit ihm um die grösste Dotterzelle herum. Während dieser Wanderung geht aus ihnen

eine ganze Schicht protoplasmatischer Zellen hervor (Fig. 105, *hy*), welche längs des Blastodermrandes, also rings am Umfang des Blastoporus, erheblich verdickt erscheint. Diese Zellen werden zum Hypoblast. Die ganze protoplasmatische Materie der Dotterzellen wird zur Bildung des Hypoblasts verbraucht. Ihre übrigen Bestandtheile bleiben als Dottermasse zurück. Ein Längsschnitt durch einen wenig älteren Embryo, dessen Blastoporus sich schon sehr verengert hat, ist in Fig. 105 *C* dargestellt. Der grössere Theil der dorsalen Fläche wurde weggelassen.

Bereits haben sich zwei bestimmte Organe angelegt. Das eine stellt eine von verdicktem Epiblast ausgekleidete Grube an der hintern und dorsalen Seite dar *(sg)*. Dies ist die Schalendrüse. Das andere, der Fuss *(f)*, entsteht als ventrale Vorragung von verdicktem Epiblast unmittelbar hinter dem Blastoporus. Rings um diesen lagert sich das Hypoblast in Form eines Kranzes säulenförmiger Zellen an. Hinten haben sich dieselben dergestalt auf sich selbst zurückgeschlagen, dass ein enges Rohr *(in)*, die Anlage des Darmcanals, entsteht.

Im nächsten Stadium (Fig. 105 *D*) verschliesst sich der Blastoporus vollständig, allein seine Lage bleibt durch eine seichte Vertiefung angedeutet *(m)*, wo später das Stomodaeum auftritt. Der Fuss *(f)* ragt stärker vor und an seinem Hinterrande erscheint das Operculum. Die (in der Figur nicht mehr dargestellte) Schalendrüse hat sich abgeflacht und ihre verdickten Ränder beginnen sich besonders über die Rückenseite des Embryos auszudehnen. Eine zarte Schale ist bereits vorhanden. Vorn über dem Munde erhebt sich ein ringförmiger Zellwulst, der jedoch dorsal unvollständig ist; das Velum geht daraus hervor. Zu jeder Seite des Fusses erscheint eine Vorragung von Epiblastzellen, welche ein provisorisches Nierenorgan darstellen. Das Hypoblast bildet nun an der Ventralseite eine eigentliche Schicht und begrenzt theilweise einen Hohlraum, den man am besten als Magen *(st)* bezeichnet, der aber noch gegen den darüberliegenden Dotter hin weit offen ist. Hinten jedoch schliesst sich ein vollständig geschlossener Darmcanal daran, welcher blind endigt *(in)*.

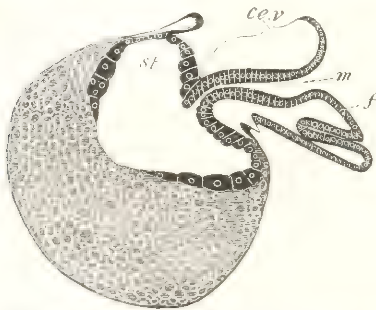


Fig. 106. Längsschnitt durch einen älteren Embryo von *Nassa mutabilis*. (Nach BOBRETZKY.) *f*. Fuss; *m*. Mund; *ce.v*. Kopfblase; *st*. Magen.

Die Schale und mit ihr der Mantel nehmen sehr rasch an Umfang zu und frühe schon wird die ursprüngliche Symmetrie gestört, indem sich die Schale vielmehr nach der rechten als nach der linken Seite hin ausdehnt. Bald darauf entsteht der After und setzt den Darmcanal in Verbindung mit der Aussenwelt.

Mit der Ausbreitung von Schale und Mantel grenzen sich auch der Fuss und der Kopf scharf vom Eingeweidesack ab (Fig. 106). Der Oesophagus *(m)*

streckt sich in die Länge. Auch die Augen und die Gehörbläschen kommen zum Vorschein.

Mit der Zeit prägt sich die Asymmetrie des Embryos immer mehr aus. Der Darm bekommt einen queren Verlauf nach rechts hinüber und der After öffnet sich rechts und dicht neben dem Fuss in die Mantelhöhle, welche durch eine Epiblasteinstülpung in dieser Gegend entstanden ist. Der Hohlraum des Magens (Fig. 106, *st*) vergrössert sich ausserordentlich und wandert nach der linken Seite hinüber, wobei der Nahrungsdotter nach rechts gedrängt und die Stelle, wo jener mit dem Darmrohr zusammenhängt, nach dem hinteren dorsalen Ende des Eingeweidesackes verlagert wird. Allmählich greifen die Wandungen des Magens soweit herum, dass seine Oeffnung gegen den Dotter hin immer enger wird. Der an den Oesophagus angrenzende Theil desselben wird zum eigentlichen Magen, das übrige zur Leber; sein Inneres ist mit gerinnbarer Flüssigkeit erfüllt.

Paludina. *Paludina* — Lankester (No. 263) und Bütschli (No. 244) — ist eine vivipare Form, die sich durch einen sehr kleinen Nahrungsdotter auszeichnet. Die Hypoblast- und Epiblastzellen differenziren sich sehr früh, erlangen aber bald nahezu gleiche Grösse.

In den späteren Furchungsstadien unterscheiden sich die Epiblastzellen von denen des Hypoblasts durch den Mangel von Pigment. Die Furchungshöhle, wenn überhaupt vorhanden, ist sehr klein. Es entsteht eine vollkommen regelmässige Gastrula (Fig. 107 *A* und *B*), nachdem

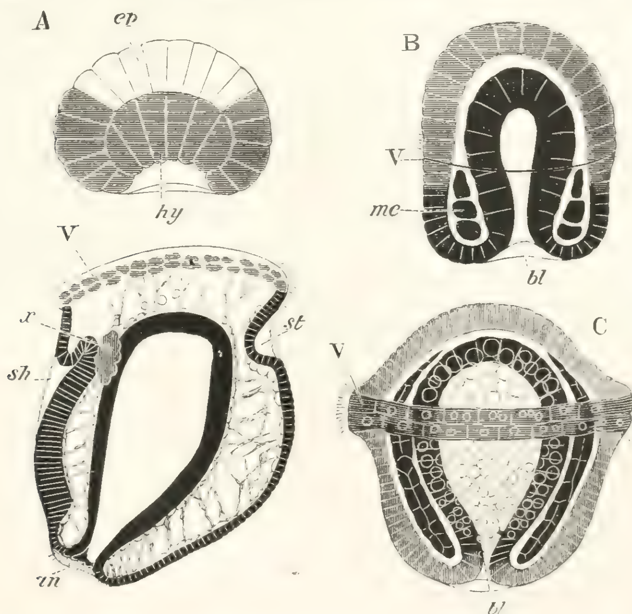


Fig. 107. Vier Entwicklungsstadien von *Paludina vivipara*. (Copie nach Bütschli. *ep*. Epiblast; *hy*. Hypoblast; *me*. Mesoblast; *bl*. Blastoporus; *a*. After; *st*. Stomodaeum; *sh*. Schalendrüse; *V*. Velum; *x*. primitives Excretionsorgan.

der Embryo vorher eine abgeflachte Form angenommen hatte. Der Blastoporus ist anfangs gross, verengert sich aber allmählich und erhält zuletzt eine etwas excentrische Lage. Er wird nicht zum Mund, sondern zum After.

Wenn der Blastoporus schon ziemlich eng geworden ist, so treten an seinem Rande zwischen Epi- und Hypoblast einzelne Mesoblastzellen auf *(B, me)*. Ob sie bilateral angeordnet sind oder nicht, ist unentschieden, und obgleich sie dieselbe Färbung zeigen wie das Hypoblast, so wurde doch ihre Abstammung von dieser Schicht nicht wirklich nachgewiesen.

Das Velum kommt ungefähr zur selben Zeit wie das Mesoblast in Form eines doppelten Ringes bewimperter Zellen nahezu in der Mitte des Körpers zum Vorschein *(B* und *C, V)*. Das Mesoblast breitet sich schnell aus, so dass es bald den ganzen Raum zwischen Epi- und Hypoblast einnimmt, und zerfällt gleichzeitig in zwei Blätter *(C)*. Kurz darauf erscheint ein Hohlraum — die Leibeshöhle — zwischen den letzteren *(D)*, welche sich dann das eine Blatt dem Epiblast, das andere dem Hypoblast anlegen und so das somatische und das splanchnische Blatt des Mesoblasts darstellen. Beide Blätter bleiben aber durch Querfasern unter einander verbunden.

In Folge einer Aenderung in den Beziehungen der einzelnen Theile zu einander und insbesondere in Folge des stärkeren Wachsthums der hinteren Körperregion nimmt das Velum nun das dem Blastoporus gegenüberliegende Ende des Körpers ein. Unmittelbar hinter demselben treten an der dorsalen und ventralen Seite zwei neue Organe auf. Das dorsal gelegene *(sh)* ist eine tiefe Einsenkung — die Schalendrüse — welche mit einer Schicht säulenförmiger Epiblastzellen zusammenhängt, die nahe dem After endigt. Das andere ventral gelegene Organ *(st)* ist eine einfache Vertiefung und stellt die Anlage des Stomodaeums dar. Zwischen ihm und dem dorsal liegenden After findet sich ein schwacher Vorsprung — die Anlage des Fusses. Zu beiden Seiten des Körpers liegen zwischen Epi- und Hypoblast auf gleicher Höhe wie die Schalendrüse zwei Massen excretorischer Zellen, die provisorischen Nieren *(D, x)*. Dieselben sind wahrscheinlich dem provisorischen Excretionsorgan von *Nassa* und andern marinen Prosobranchiaten nicht homolog. Später tritt ein bewimperter Hohlraum in denselben auf, der wahrscheinlich an der Seite des Halses mit der Aussenwelt communicirt.

In den folgenden Stadien wächst der Fuss sehr rasch und bildet eine zwischen Mund und After stark hervortretende Masse. Ziemlich spät erst entsteht ein Operculum in einer von verdicktem Epiblast ausgekleideten seichten Grube.

In der Schalendrüse bildet sich ein provisorischer Chitinpfropf, der bald darauf ausgestossen wird. Dann entwickelt sich die Schale in gewohnter Weise auf der umgestülpten Oberfläche der Schalendrüse. Der verdickte Rand derselben wird zum Mantelrand, der bald in der Gegend des Afters als starke Falte vorspringt.

Bei dem rapiden Wachsthum der Larve nimmt das eingestülpte Mesenteron relativ an Grösse ab. In seinem centralen Abschnitt lagern

sich Dotterkügelchen ab, während der an den Blastoporus (After) angrenzende Theil sich in die Länge streckt und zum Darmrohr wird. Das Stomodaeum verlängert sich erheblich und vereinigt sich mit dem dorsalen Theil des Archenterons, der nun zum Magen wird. Der die Dotterkörnchen enthaltende Abschnitt des Mesenterons wird zur Leber. Mit der Ausbildung des Eingeweidesackes verschiebt auch der After seine Lage. Anfangs geht er etwas nach links hinüber, wird dann aber vollständig nach der rechten Seite gedrängt.

Die Entwicklung von *Entoconcha mirabilis* (Joh. Müller, No. 265), einem merkwürdigen, in der Leibeshöhle von *Synapta* schmarotzenden Prosobranchiaten, der im fertigen Zustande nicht viel mehr als einen hermaphroditischen Genitalsack darstellt, verdient eine kurze Beschreibung. Sie ist vivipar und aus dem Ei geht eine Larve hervor, welche nach den kaum genügenden Charakteren des Fusses und der Schale für mit *Natica* verwandt erklärt wird.

Die Entwicklung selbst zeigt nichts gerade Aussergewöhnliches. Der Nahrungsdotter ist spärlich. Das Velum ist klein, wie nach der viviparen Entwicklung vorauszusehen war. Die Tentakel liegen nicht in, sondern hinter dem Velarfeld. Man beobachtet eine *Natica*-ähnliche Schale, eine weite Mantelhöhle und einen grossen zweilappigen Fuss.

Bei *Purpura*, *Buccinum* und *Neritina* entwickelt sich nur je eines von den zahlreichen in jede Eikapsel eingeschlossenen Eiern. Die übrigen atrophiren und werden von dem einen sich entwickelnden als Nährmaterial aufgebraucht.

Opisthobranchiata. Wir greifen am besten eine Art von *Pleurobranchidium (Aplysia)*, die von Lankester (No. 239) untersucht wurde, als Typus für die Entwicklung der Nudibranchiaten heraus. Das Ei zerfällt zunächst in zwei Segmente und aus diesen knospen kleine Segmente hervor, welche allmählich rings herumwachsen und die beiden grossen Segmente einschliessen. Die kleinen stellen damit das Epiblast dar.

Am aboralen Pol verdickt sich dieses und stülpt sich ein, um die Schalendrüse zu bilden, und bald darauf entstehen Velum und Fuss auf normale Weise und ein Stomodaeum tritt dicht am ventralen Rande des Velums auf (Fig. 101). Die beiden Dotterzellen *(ry)* bleiben immer noch deutlich erkennbar, aber es hat sich auch eine eigentliche Hypoblastschicht (wahrscheinlich von ihnen abstammend, obgleich dies nicht nachgewiesen ist) ausgebildet. Schon früh kommen an der Basis des Fusses vorspringende Zellen zum Vorschein, welche später eingestülpt werden und den After bilden. Gehörbläschen *(ot)* entstehen im Fusse und die oberen Schlundganglien gehen aus einer Differenzirung des Epiblasts hervor *(ng)*.

In einer späteren Periode wird die Schalendrüse ausgestülpt und eine nautiloide Schale entwickelt. Der Darmcanal bildet sich vollständig aus, obwohl die beiden Dotterzellen noch lange ihre Selbständigkeit bewahren. Bald tritt auch der Schalenmuskel auf und unterhalb des Velums entstehen eigenthümliche pigmentirte Körper. Der Fuss springt stark vor und erhält ein Operculum.

Die Metamorphose von *Tergipes* ist durch NORDMANN und SCHULTZE (No. 271) mehr oder weniger eingehend bearbeitet worden.

Die Larve von *Tergipes Edwardsii*, dem Object des ersteren Forschers, ist beim Auskriechen mit einem grossen Velum, mit Augen, Tentakeln, einem langgestreckten bedeckelten Fuss und Mantel ausgerüstet. Im nächsten Stadium werden Schale und Operculum abgeworfen, der Körper streckt sich in die Länge und spitzt sich hinten zu. Noch später entwickelt sich ein Paar Kiemenfortsätze mit Leberdivertikeln.

Darauf bildet sich das Velum zurück, während zwei kleine Fortsätze hervorsprossen, aus denen die Lippententakel und ein zweites Kiemenpaar werden. Nun findet eine Häutung statt und veranlasst weitere Veränderungen, die bald zur fertigen Gestalt überleiten.

Bei *Tergipes lacinulatus* atrophirt das Velum nach SCHULTZE's Beobachtung schon vor Abwerfung der Schale und des Operculums.

Pulmonata. Die Entwicklung der Süsswasserpulmonaten scheint nach LANKESTER's Untersuchungen an der Teichschnecke (*Lymnaeus*) in allen wesentlichen Punkten derjenigen der marinen Branchiogasteropoden sehr ähnlich zu sein. Das Velum freilich ist weniger entwickelt als bei den meisten marinen Formen, dagegen zeigen die Schalendrüse und andere Theile die normale Bildung. Bei *Lymnaeus* hat der Blastoporus eine langgezogene Form und es ist noch streitig, ob er sich am Munde oder am After schliesst.

Bei den *Helicidae* entsteht eine Gastrula durch Epibolie. Die Schalendrüse besitzt, wie sich aus VON JHERING's Abbildungen entnehmen lässt, die gewöhnliche Form und sie liefert eine äussere Schale von normalem Larventypus. Ueber dem Mund liegt ein bewimperter Fortsatz, der sich bis in das Lumen des Mundes hinein erstreckt; derselbe wird häufig für ein rudimentäres Velum angesehen, hat jedoch wohl kaum diese Bedeutung. Allerdings ist auch kein anderes Organ vorhanden, das dem Velum homolog wäre.

Die Entwicklung von *Limax* zeigt einige Besonderheiten. Die Dotterkugeln (das Hypoblast) stellen eine grosse, von den Epiblastzellen umschlossene Masse dar. An der gewohnten Stelle tritt eine Schalendrüse auf, die sich jedoch, statt wie sonst ausgestülpt zu werden, vollständig schliesst und in ihrem Innern kalkige Platten absondert, aus denen die bleibende innere Schale hervorgeht. Der Fuss dehnt sich nach hinten aus und enthält eine grosse provisorische contractile Blase, die von grossen, rhythmisch sich contrahirenden Muskelbändern durchsetzt wird.

Obgleich *Clausilia* im ausgewachsenen Zustand eine äussere Schale besitzt, so verschliesst sich doch die Schalendrüse ihres Embryos wie bei *Limax* und es entsteht eine scheibenförmige innere Schale. Dieselbe wird anfänglich von einem Epithel vollständig bedeckt, aber später verschwindet dies in der Mitte, so dass nur noch die Ränder der Schale davon bedeckt bleiben. So kommt es, dass die ursprünglich innere Schale zur äusseren wird. Es ist ziemlich schwierig, diese Entstehungsart der äusseren Schale mit derjenigen bei anderen Formen in Zusammenhang zu bringen. *Clausilia* hat wie *Limax* einen grossen Fusssinus.

Bei beiden Formen treten reichliche Wimpern auf und verursachen ein Rotiren des Embryos; inwiefern sie aber ein wirkliches Velum darstellen, ist noch nicht klar.

Heteropoda. Die Heteropodenembryonen zeigen in ihrer ersten Entwicklung die grösste Aehnlichkeit mit denen anderer Gasteropoden. Die Furchung verläuft nach dem gewöhnlichen Gasteropodentypus (siehe S. 95), und nachdem die Dotterzellen aufgehört haben, Epiblastzellen abzugeben, theilen sie sich am Nahrungspol, stülpen sich ein und kleiden ein geräumiges Archenteron aus. Die Epiblastzellen am Bildungspol umwachsen allmählich die Dotter-(Hypoblast-)Zellen, der Blastoporus verengert sich sehr früh und wird zum bleibenden Mund.

Gleichzeitig mit der Verengung des Blastoporus entsteht die Schalendrüse am aboralen Pol und der Fuss an der Ventralseite. Das Velum erscheint dorsal in Gestalt eines Wimperbüschels, das sich dann immer weiter ventralwärts ausdehnt, bis gerade über dem Munde ein vollständiger Kranz entstanden ist.

In Fig. 102 ist die Larve nach Ablauf aller dieser Veränderungen dargestellt.

In späteren Stadien stülpt sich die Schalendrüse aus und es entsteht in allen Fällen eine Schale, mag das fertige Thier eine solche besitzen oder nicht. Der Fuss wächst sehr rasch und stets bildet sich hinten ein Operculum aus. Eine zweilappige Einstülpung vorne wird zur Schleimdrüse. Das Velum verbreitert sich und wird zweilappig.

Obgleich der Blastoporus als bleibender Mund fortbesteht, so entsteht der Oesophagus doch aus einer Epiblasteinstülpung. Die Anlage des Proktodaeums tritt in Gestalt zweier symmetrisch hinter dem Fusse liegender Epiblastzellen auf, welche später nach rechts hinüberwandern und eine seichte Einstülpung erzeugen, die an den mesenterischen Sack anstösst. In letzterem Gebilde entwickeln die Zellen eines Theiles der Wandung ein eigenthümliches Nährmaterial und stellen so einen ernährenden Sack dar, welcher schliesslich zur Leber wird. Der mit dem epiblastischen Oesophagus zusammenhängende Theil des Mesenterons schnürt sich als Magen ab. Das Uebrige, was sich mit dem Proktodaeum vereinigt, wird zum Darm.

Das ausgewachsene Thier erlangt seinen eigenthümlichen Bau erst durch eine postlarvale Metamorphose. Der Schwanzanhang von *Pterotrachea* und *Firoloides* entsteht als Auswuchs vom obern Rande des Hinterendes des Fusses. Die sogenannte Flosse erhebt sich als cylindrischer Fortsatz vor der Basis des Fusses und flacht sich erst später seitlich ab. Bei den *Atlantidae* ist sie in den einen Fällen anfangs wurmförmig, in den andern erreicht sie sofort ihre bleibende Form. Der embryonale Fuss selbst geht bei *Pterotrachea*, *Firoloides* und *Carinaria* in den Schwanz über, an dessen Rücken- und Hinterseite man bei jungen Exemplaren noch das Operculum findet. Bei *Atlanta* erscheint er als hinterer Abschnitt des bleibenden Fusses, auf welchem das Operculum das ganze Leben über sitzen bleibt.

Die Embryonalschale geht bei *Pterotrachea* und *Firoloides* vollständig

verloren, bei *Carinaria* wird sie rudimentär. Mit ihrer Rückbildung nimmt auch die Mantelregion bedeutend an Umfang ab.

Das Velum erscheint bei manchen Heteropoden ungeheuer entwickelt. Bei *Atlanta* ist es sechslappig, indem jeder der beiden ursprünglichen seitlichen Lappen in drei Fortsätze ausläuft, zwei nach vorn und einen nach hinten. Wie in allen übrigen Fällen atrophirt es im Verlaufe der postlarvalen Metamorphose.

Pteropoda. Die erste Larvenform der Pteropoden ist derjenigen der marinen Gasteropoden sehr ähnlich. Bei den Thecosomata finden sich am Schlusse der Furchung gewöhnlich drei, bei den Gymnosomata eine etwas grössere Zahl von Hypoblastkugeln. Der Blastoporus schliesst sich in der Oralregion, auf der ernährenden Seite des Eies, und die Schalendrüse liegt am ursprünglichen Bildungspol desselben. Velum, Schalendrüse und Fuss zeigen die gewohnten Verhältnisse. Obgleich viele Formen im ausgewachsenen Zustand symmetrisch gebaut erscheinen, ist doch an der Larve stets sehr frühe eine Asymmetrie bemerkbar, was darauf hinweist, dass die Pteropoden von asymmetrischen Vorfahren abstammen. Bei den Gymnosomen kommt es nach dem Verlust der Schale zu einem zweiten Larvenstadium, in welchem die Larve mit drei Wimperkränzen ausgestattet ist (Fig. 109). Bei den meisten Pteropoden zieht sich der vom Mantel bedeckte dorsale Abschnitt des Körpers zu einem Eingeweidesack aus gleich demjenigen der Cephalopoden (Fig. 108).

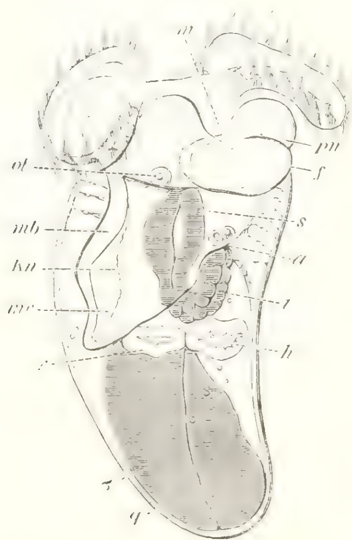


Fig. 108. Embryo von *Cavolinia* (*Hyalaea*) *tridentata*. (Nach Fol.)
m. Mund; *a.* After; *s.* Magen; *i.* Darm; *o.* Nahrungsdottersack; *mb.* Mantel; *mc.* Mantelhöhle; *kn.* contractiler Sinus; *h.* Herz; *r.* Nierensack; *f.* Fuss; *pm.* Epipodien; *q.* Schale; *ot.* Otolithenblase.

Das Velum zeigt bei den einzelnen Formen eine sehr verschiedene Entwicklung. Bei den Hyaleiden ist es relativ klein und verschwindet bald, während es bei *Cymbulia* (Fig. 103) und den Gymnosomen gross und zweilappig wird und noch fortbesteht, nachdem der Fuss bereits seine volle Entfaltung erreicht hat.

Der freie Rand des Velums ist mit langen motorischen Cilien, seine Unterseite dagegen mit kurzen Wimpern besetzt, welche dem Munde Nahrung zuführen. Bei *Cleodora* liegt in der Mitte des Velums ein medianes Wimperbüschel gleich demjenigen der Lamellibranchiaten, Nudibranchiaten etc.

Die Schalendrüse stellt eine Grube am aboralen Ende des Körpers dar und bei *Cymbulia* scheint sich ganz normal ein Chitinpfropf darin

zu bilden. Sie wird später ausgestülpt. Der Rand des ausgestülpten Bezirkes verdickt sich und wandert allmählich gegen das Vorderende des Körpers hin. Auf diesem Felde entsteht eine kleine Platte, welche den Anfang der Larvenschale darstellt, mit welcher die Larven sämmtlicher Pteropoden ausgestattet sind.

Der übrige Theil dieser Schale wird in successiven Ringen von dem verdickten Mantelrande abgesondert und so wächst sie mit diesem, bis sie den Nacken erreicht (Fig. 108). Die bleibende Schale tritt erst später auf und zeigt gewöhnlich eine ganz andere Form als die Larvenschale. Das Schicksal der letzteren ist bei den verschiedenen Formen sehr verschieden. Bei den Hyaleiden zieht sich das Thier aus der Larvenschale zurück und schliesst diese durch eine Scheidewand gegen die bleibende Schale ab; dann fällt erstere von selbst ab.

Bei den Styliolіden erlangt die bleibende Schale schon die doppelte Grösse der Larvenschale, während sich das Thier noch in ganz embryonalem Zustande befindet, und trotzdem persistirt letztere das ganze Leben über. Die Cymbuliden besitzen eine embryonale und eine secundäre Schale, welche nebeneinander während des Larvenlebens vorhanden sind, dann aber gleichzeitig abgeworfen und durch eine bleibende Schale ersetzt werden.

Bei den Gymnosomen entwickelt sich eine embryonale Schale und noch während des Embryonallebens kommt eine zweite dazu. Beide werden vor der vollen Ausbildung abgeworfen. Darauf erscheinen drei Wimperkränze (Fig. 109); der vordere liegt zwischen Velum und Fuss und die beiden hinteren an dem verlängerten Hinterende des Körpers.

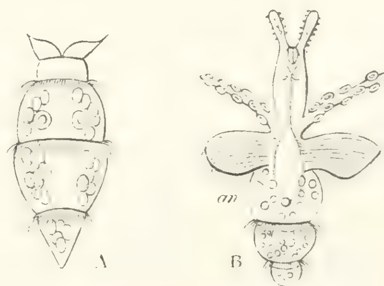


Fig. 109. Freischwimmende *Pneumodermon*-larven. (Nach GEGENBAUR. Copie aus BRONN.)
Das Velum ist bei den Larven schon verschwunden.
Bei *A* sind drei Wimperschnüre vorhanden und die Gehörbläschen sichtbar.
Bei *B* haben sich die Tentakel mit Saugnäpfen und die Epipodien entwickelt.
an. After.

Die Wimperkränze verleihen diesen Larven eine gewisse Aehnlichkeit mit Chaetopodenlarven, aber es kann kein Zweifel sein, dass diese Aehnlichkeit nur ganz oberflächlich ist. Der vordere Kranz atrophirt schon frühe (Fig. 109 *B*) und der zweite folgt ihm bald nach. Wahrscheinlich pflegt der hinterste nicht das ganze Leben über zu persistiren, obgleich man ihn bei Exemplaren mit vollständig ausgebildeten Geschlechtsorganen noch angetroffen hat. Die meisten dieser Larven sind übrigens nicht bis zu ihrem fertigen Zustande verfolgt und nur vermuthungsweise als zu *Pneumodermon*, *Clio* etc. gehörig bestimmt worden.

Das am meisten charakteristische Organ der Pteropoden ist der Fuss, der sich in zwei riesige Seitenflügel, die „Epipodien", verlängert. Die-

selben kommen bei den verschiedenen Larven bald früher, bald später zum Vorschein, sind aber stets deutlich seitliche Auswüchse des Fusses.

Bei den Hyaleiden ist der Fuss schon früh von ansehnlicher Grösse und entsendet bald zwei laterale Verlängerungen (Fig. 108, *pn*), die sich im Vergleich zum medianen Theil mit gewaltiger Schnelligkeit vergrössern und zu den Epipodien werden. Der ganze Fuss bedeckt sich mit Wimpern.

Die Cymbuliden entwickeln im Gegensatz zu den übrigen Formen ein Operculum auf der Hinterseite des Fusses (Fig. 103 *C*). Die Epipodien dagegen kommen erst später zum Vorschein.

Bei den Gymnosomen entwickelt sich der Fuss sehr früh, bleibt aber klein. Die Epipodien treten erst gegen Ende des Larvenlebens auf (Fig. 109 *B*).

Bei *Pneumodermon* und einigen anderen Gymnosomen erscheinen am hintern Abschnitt des Kopfes eigenthümliche Tentakel mit Saugnäpfen gleich denen der Cephalopoden (Fig. 109 *B*). Es ist jedoch noch ungewiss, ob diese Tentakel zu den Armen der Cephalopoden in genetischer Beziehung stehen.

Cephalopoda. Die Eier der Cephalopoden werden gewöhnlich in besonderen, vom Eileiter ausgeschiedenen Kapseln abgelegt, die je nach den Gattungen sehr verschieden sind.

Bei *Argonauta* ist jedes Ei in eine langgestreckte, mit einem Stiel versehene Kapsel eingeschlossen. Mittels der Stiele hängen die Eier in Bündeln zusammen und diese sind wieder unter einander verbunden und bilden durchscheinende Massen, welche im Hintergrunde der mütterlichen Schale untergebracht werden. Bei *Octopus* sind die Eier klein und durchsichtig: jedes wird von einer gestielten Kapsel umschlossen. Die Eier von *Loligo* sind in lange sackförmige gallertartige Stränge gehüllt, deren jeder ungefähr dreissig bis vierzig Eier enthält. Die Stränge werden büschelweise an submarine Gegenstände angeheftet. Bei *Sepia* wieder besitzt jedes einzelne Ei seine besondere spindelförmige schwarze Kapsel, die an einem Stein oder anderen Gegenstande befestigt wird.

Bei einem von Grenacher (No. 280) beschriebenen Decapoden mit pelagischer Larve waren die Eier in eine nahezu cylindrische Gallertmasse eingehüllt. Jede Masse enthielt zahllose, in Spiralen angeordnete Eier. Jedes Ei wurde von einer structurlosen Membran umgeben, innerhalb deren es in farblosem Eiweiss flottirte.

Das in der Kapsel liegende Ei selbst ist eine fast homogene körnige Masse ohne besondere Hülle. Die Entwicklung beginnt mit der Absonderung des grössten Theils des protoplasmatischen Bildungsmaterials am schmalen Pole des Eies gegenüber dem Stiel[1]). Dieses Material stellt nun eine der Keimscheibe der meroblastischen Wirbelthiereier entsprechende Scheibe dar. Bei *Sepia* und *Loligo* jedoch erleidet die Keimscheibe keine ganz symmetrische Furchung (Bo-

[1]) Bei *Octopus* und *Argonauta* (Lankester) kehrt das Ei seine Lage in der Eischale um, sobald das Blastoderm gebildet ist, so dass der Furchungspol nun dem Stiel zunächst liegt.

BRETZKY, No 279). Wenn die Segmente sich bis auf acht vermehrt haben, so sind darunter zwei dicht neben einander liegende viel kleiner und schmäler als die übrigen, und wenn in den folgenden Stadien kleine Segmente aus den inneren Enden der grossen hervorknospen, so bleiben wieder die Abkömmlinge jener beiden kleineren Segmente viel kleiner als alle andern, so dass während der ganzen Furchung der eine Pol des Blastoderms von kleineren Segmenten eingenommen wird und das Blastoderm eine bilaterale Symmetrie zeigt[1]. Die partielle Furchung führt zur Bildung eines Blastoderms, das den einen Pol des Eies bedeckt, aber im Gegensatz zu dem der Wirbelthiere nur aus einer Zellschicht besteht. Am Rande jedoch wird dieses Blastoderm bald zwei- oder dreischichtig und die tieferen Lagen stellen die Schicht dar, aus welcher das Mesoblast und das Hypoblast hervorgehen (Fig. 110, *ms*). Die Entstehung des Mesoblasts am Rande des Blastoderms ist offenbar eine ähnliche Erscheinung wie sein Auftreten an den Lippen des Blastoporus bei so vielen anderen Typen. Die äussere Schicht wird zum Epiblast.

Das Blastoderm nimmt seinen Ursprung jedoch nicht ausschliesslich aus den Furchungskugeln, sondern, wie LANKESTER (No. 282) gezeigt hat, es entstehen zahlreiche Kerne spontan im Dotter ausserhalb des Blastoderms und umgeben sich darauf mit Zellkörpern. Sie kommen nicht weit unter der Oberfläche, aber nicht auf derselben zum Vorschein, indem sie sich zuerst in Form eines Ringes jenseits des Blastodermrandes herumziehen, später aber überall auf dem ganzen Umfang des Eies erscheinen. Sie nehmen an der Bildung des Epiblasts keinen Antheil, sondern scheinen nach LANKESTER zur Vergrösserung der tieferen Schichten sowie einer besonderen Schicht flacher Zellen beizutragen, welche zuletzt den Dotter vollständig umschliesst und als Dotterhaut bezeichnet werden kann. Ihre Zellen erscheinen zuerst am verdickten Rande des Blastoderms. Von dieser Stelle breiten sie sich nach innen bis unter die Mitte des Blastoderms (Fig. 115, *m'*) und in Gemeinschaft mit den Epiblastzellen nach aussen über den ganzen Dotter aus, so dass derselbe in Bälde (am zehnten Tage bei *Loligo*) ganz von einer Zellhaut eingehüllt ist.

In der jenseits des Keimes liegenden Region setzt sich das Blastoderm aus zwei Schichten zusammen, 1) einem abgeplatteten Epiblast und 2) der Dotterhaut. Im Bezirk der ursprünglichen Keimscheibe dagegen sind die Epiblastzellen

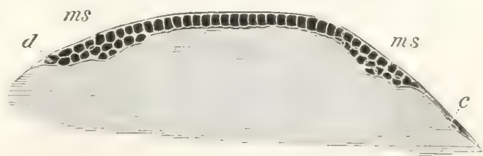


Fig. 110. Schnitt durch das Blastoderm eines *Loligo*-eies vom Anfang des vierten Tages. (Nach BOBRETZKY.) *ms*. Mesoblast; *d*. Zelle am Rande des Blastoderms; *c*. eine der Furchungszellen.

[1]) Ueber die Beziehung dieser Symmetrieaxe zum künftigen Embryo ist mir nichts bekannt.

säulenförmig und unterhalb derselben entsteht ein Ring von Zellen der tieferen Schichten, welcher sich allmählich bis gegen die Mitte ausbreitet, so dass er schliesslich eine ganze Schicht darstellt. Darunter folgt abermals die schon erwähnte Dotterhaut.

Bevor wir das fernere Schicksal der einzelnen Schichten beschreiben, müssen wir mit einigen Worten der äusseren Verhältnisse des ganzen Embryos gedenken. Hier sei aber noch vorausgeschickt, dass es behufs der Vergleichung mit den übrigen Mollusken erforderlich ist, beim ausgewachsenen Cephalopoden den kleinen von den Armen umschlossenen Raum, welcher den Mund enthält, als ventrale, die aborale Spitze als dorsale Fläche zu bezeichnen und, was man gewöhnlich unter der oberen Fläche versteht, die vordere, was unter der unteren, die hintere Fläche zu nennen.

Nach dieser Terminologie ist die Mitte des ursprünglichen Blastoderms die dorsale Spitze des Embryos. Bei den typischen Formen mit grossem Dottersack geht der ganze Embryo aus der ursprünglich angelegten Keimscheibe hervor und der Theil des Blastoderms, der sich als dünne Schicht über das übrige Ei fortsetzt, wird zu einem grossen ventralen, dem Kopf des Embryos angehängten Dottersack. Die folgende Beschreibung bezieht sich insbesondere auf zwei Formen, welche hinsichtlich der Ausbildung des Dottersackes die beiden Endpunkte der ganzen Reihe einnehmen. Die erstere derselben, mit grossem Dottersack, ist *Sepia*, von der KÖLLIKER in seiner Abhandlung (No. 281) eine Menge schöner Abbildungen gegeben hat. Die andere mit kleinem Dottersack ist die von GRENACHER beschriebene (No. 280) pelagische Larve einer unbekannten Art.

An dem jungen Blastoderm von *Sepia* zeigen sich bei der Ansicht von der Dorsalfläche mehrere Gebilde, die in Fig. 111 *A* dargestellt sind. In der Mitte liegt eine ungefähr rhomboidische Vorragung, welche die Anlage des Mantels (*mt*) bildet. In ihrem Centrum trägt sie eine Grube, aus welcher die Schalendrüse hervorgeht. Beiderseits des Mantels zieht sich eine etwas gekrümmte Falte (*f*)

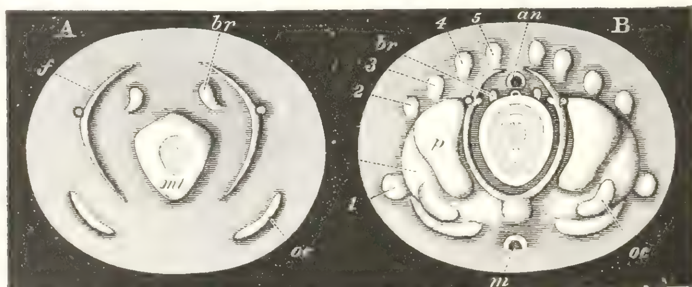


Fig. 111. Zwei Oberflächenansichten der Keimscheibe von *Sepia*. (Nach KÖLLIKER.) *mt*. Mantel; *oc*. Auge; *f*. Trichterfalten; *br*. Kiemen; *an*. hinterer Abschnitt des Darmcanals. *m*. Mund; *1*, *2*, *3*, *4*, *5* Arme; *p*. Kopflappen.

herab. Beide verwachsen später mit einander und bilden den Trichter. Sie werden aber durch einen kleinen Körper, der den Trichterknorpel

liefert, in zwei Abschnitte geschieden. Der kleinere hinter diesem Körper liegende Abschnitt der Falte wird zum eigentlichen Trichter, der davor liegende Theil (KÖLLIKER) zu dem den Trichter mit dem Kopfknorpel verbindenden starken Muskel. Nach vorn und aussen davon liegen zwei nierenförmige Körper (*oc*), die Augengruben. Hinter dem Mantel kommen noch zwei Knospen (*br*), die Anlagen der Kiemen, zum Vorschein.

Etwas später treten nach aussen und hinten von den Anlagen des Trichters diejenigen der beiden hinteren Armpaare auf. Der Kopf ist bereits durch ein Paar lateraler Anschwellungen auf jeder Seite angedeutet, deren äussere die Augen trägt. Der ganze Embryo bedeckt sich nun mit Wimpern, allein die Bewimperung veranlasst nicht die gewöhnliche Rotation. In einem wenig späteren Stadium kommen das zweite, dritte und vierte Armpaar etwas vor dem bereits vorhandenen zum Vorschein. Die hinteren Hälften der Trichteranlagen nähern sich einander und die vorderen stossen mit den Rudimenten des Nackenknorpels zusammen. Die Kiemen sind im Begriff, vom Mantelrande bedeckt zu werden, der schon als starke Falte vorragt. Etwas ältere Embryonen zeigen zwei neue Anlagen, nämlich die orale (Fig. 111 *B*, *m*) und die anale Einstülpung; die letztere ist sehr seicht und erscheint auf der Spitze einer kleinen Erhöhung, die als Analpapille zu bezeichnen ist. Diese Einstülpungen treten an den entgegengesetzten Polen (dem vordern und hintern) des Blastoderms auf. Kurz darauf erhebt sich das erste Armpaar ziemlich weit vor den übrigen, zu beiden Seiten des äusseren Paares der Kopfanschwellungen (Fig. 111 *B*, *1*).

Fig. 111 *B* stellt einen Embryo auf dieser Stufe in der Ansicht von der Dorsalfläche dar. In der Mitte liegt der Mantel mit der Schalendrüse, die sich bereits bedeutend über das Niveau der übrigen Theile erhoben hat. Parallel mit dem Mantelrande verlaufen die beiden Hälften des Trichters, die vordere mit dem dorsalen oder Nackenknorpel zusammenstossend, die hinteren Hälften einander angenähert. Die orale Einstülpung zeigt sich bei *m*, die anale unmittelbar vor *an*. Die Kiemen, beinah vom Mantel bedeckt, treten bei *br* hervor. Bei *p* liegen die Kopfanschwellungen und das Auge bei *oc*. Die Arme 1—5 bilden einen Kranz ausserhalb dieser Theile. Der ganze Embryo mit Ausnahme der Kiemen, des Trichters und des äusseren Randes des Blastoderms ist reichlich bewimpert.

Bis jetzt hat der Embryo die Form einer Scheibe oder einer flach gewölbten Schale auf der Oberfläche des Dotters gehabt. Nach diesem Stadium nimmt er sehr rasch seine bleibende kuppelförmige Gestalt an und schnürt sich zu gleicher Zeit vom Dotter ab. Das Blastoderm schreitet nur langsam in der Umhüllung des Dotters fort, die erst in einer erheblich späteren Periode als der in Fig. 111 *B* dargestellten vollendet ist. Sobald das Blastoderm den Dottersack bedeckt, erscheinen Wimpern darauf. Der Mantel gewinnt rasch an Umfang und sein freier Rand ragt bald über den Trichter und die Kiemen hinaus. Wenn sich aber die beiden Hälften des Trichters

mit einander zu einer Röhre vereinigt haben, so wächst dieser wieder über den Mantelrand hinaus.

Mit dem Ablauf dieser Veränderungen tritt die Aehnlichkeit des Embryos mit einem Tintenfisch ganz deutlich hervor. Drei der hiebei zu durchlaufenden Stadien sind in Fig. 112 dargestellt.

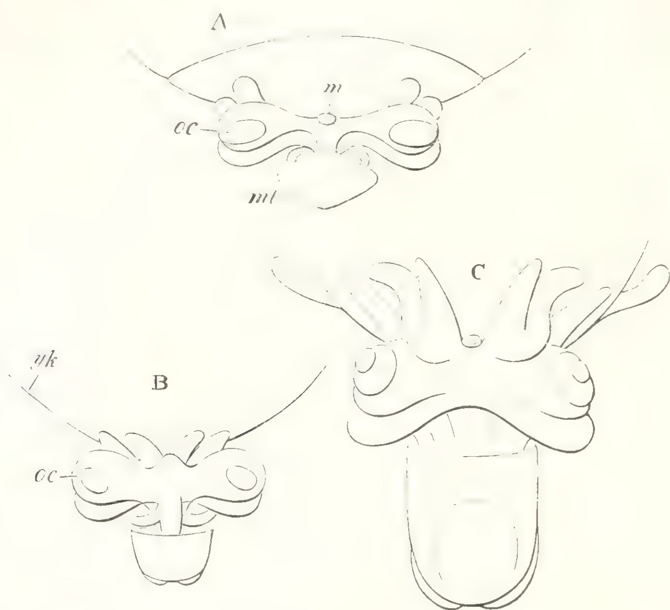


Fig. 112. Seitenansicht von drei späteren Entwicklungsstadien von *Sepia*. (Nach KÖLLIKER.)
m. Mund; *yk*. Dottersack; *oc*. Auge; *mt*. Mantel.

Der Ventralseite des Embryos hängt der ungeheure äussere Dottersack an (*yk*), welcher mit einem inneren, im Körper des Embryos liegenden Abschnitt zusammenhängt. Die allgemeinen Beziehungen des Embryos zum Dotter werden am besten aus dem Längsschnitt von *Loligo*, Fig. 127 verständlich werden.

Die Arme nehmen allmählich an Länge zu und das zweite Paar rückt vor das erste, so dass es zuletzt gerade vor den Mund zu liegen kommt. Damit bilden dann die Arme einen vollständigen Kranz rings um den Mund, der vorne durch das ursprünglich zweite und nicht, wie man vermuthen sollte, durch das erste Paar abgeschlossen wird. Das zweite Paar entwickelt sich zu den langen Armen des fertigen Thieres.

Nachdem der Embryo seine bleibende Gestalt mehr oder weniger vollständig erlangt hat (Fig. 112 *C*), wächst er im Vergleich zum Dottersack sehr rasch an. Das letztere Gebilde, anfänglich vier bis

fünfmal grösser als der Embryo, hat zur Zeit des Ausschlüpfens nur noch die halbe oder ein Drittel der Grösse des Embryos.

Loligo unterscheidet sich von *Sepia* wesentlich dadurch, dass der Dotter frühe vom Blastoderm umwachsen wird und der Embryo die für die übrigen Mollusken so charakteristische Rotation innerhalb der Eikapsel gleichfalls zeigt.

Bei *Argonauta* ist der Dottersack noch kleiner als bei *Loligo* und der Dotter erscheint schon frühe ganz vom Blastoderm umhüllt. Während der ersten Stadien des Embryonallebens ist ein wohlentwickelter äusserer Dottersack vorhanden, aber noch vor dem Verschluss des Körpers wird er völlig in diesen aufgenommen. Auf dem Blastoderm kommen sehr frühe Wimpern zum Vorschein, verschwinden aber wieder, wenn der Dotter zu ungefähr zwei Dritteln umwachsen ist. Der Embryo zeigt noch keine Spur von einer Schale, sondern der Mantel und andere Theile des Körpers bedecken sich mit eigenthümlichen Büscheln feiner Borsten. Die Schalendrüse entwickelt sich bei *Octopus* wie bei *Argonauta* ganz normal, verschwindet jedoch wieder, ohne sich zu schliessen und einen Sack zu bilden (LANKESTER).

Die von GRENACHER beschriebene pelagische Decapodenlarve, welche meinen zweiten Typus repräsentirt, muss hinsichtlich der Ausbildung des Dottersackes *Sepia* gerade gegenübergestellt werden. Es findet wie bei den übrigen Cephalopoden eine partielle Furchung statt, aber das Blastoderm umgibt den Dotter fast vollständig, bevor noch irgend welche Organe entwickelt sind, und es ist kein äusserer Dottersack vorhanden. Kurz vor dem Verschluss des Dotterblastoporus entsteht der Mantel als eine schwache Vorragung am Blastodermpol des Eies, die schon in diesem frühen Stadium durch Chromatophoren ausgezeichnet ist. Der Rand des Blastoderms ist bewimpert. Etwas später wird der Embryo mehr cylindrisch und am Mantelrand erhebt sich eine Falte, welche den Embryo der Quere nach in zwei ungleiche Theile theilt, einen kleineren vom Mantel bedeckten und einen grösseren Abschnitt dahinter. Der Dotter liegt immer noch offen, aber es sind schon die Anlagen der Augengrube und zweier Armpaare aufgetreten. Die zuerst erscheinenden Arme bilden augenscheinlich das vorderste und nicht wie bei *Sepia* ein hinteres Paar.

Ein noch späteres Stadium, das in Fig. 113 *A* und *B* in der Seiten- und Hinteransicht dargestellt ist, weist erhebliche Veränderungen auf. Der Dotterblastoporus ist nahezu, obgleich noch nicht ganz geschlossen. Die Mantelfalte (*mt*) ragt viel stärker vor und an der Hinterseite sind auf dem Niveau seines freien Randes die Anlagen der Kiemen (*br*) zu sehen. Der Trichter entsteht in Form zweier selbständiger Falten auf jeder Seite (inf^1 und inf^2), welche offenbar den beiden Theilen der Trichteranlagen bei *Sepia* entsprechen. Das Auge hat sich bedeutend verändert. Neben den beiden Trichteranlagen sind zwei neue Sinnesorgane zu sehen — die Gehörblasen (*ac*). Das ventrale (in der Figur nach oben gekehrte) Ende des Körpers stellt nun eine ansehnliche Vorragung dar, die wahrscheinlich

dem Fuss anderer Mollusken entspricht (siehe S. 225) und an deren Seiten die Arme hervorknospen (*1, 2, 3*). Den beiden bereits vorhandenen hat sich an der Hinterseite noch ein dritter beigesellt. Der Blastoporus liegt an der Vorderseite der ventralen Vorragung und unmittelbar dorsalwärts davon findet sich eine Einstülpung (*os*), aus welcher das Stomodaeum hervorgeht. Die Bewimperung des Blastoporusrandes ist immer noch vorhanden, ohne jedoch eine Rotation des Embryos zu veranlassen.

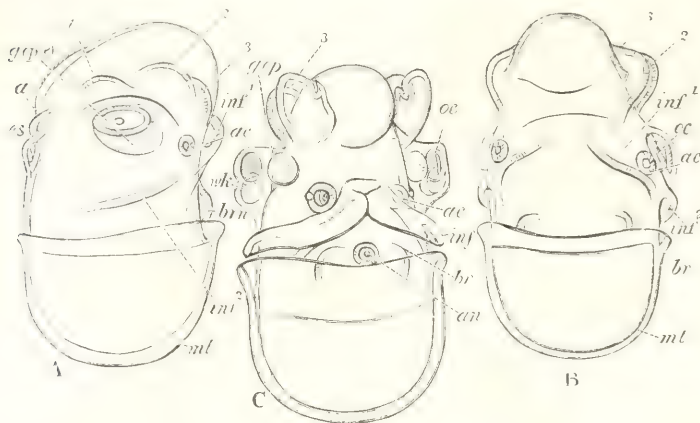


Fig. 113. Drei Embryonen eines Cephalopoden mit sehr kleinem Dottersack. (Nach GRENACHER.)

a. Blastoporus; *br*. Kiemen; *inf*.[1] und *inf*.[2] hintere und vordere Trichterfalten; *g.op*. Ganglion opticum (?); *oc*. Auge; *wk*. weisser Körper; *ac*. Gehörgrube; *os*. Stomodaeum; *an*. After; *ml*. Mantel; *1, 2, 3* erstes, zweites und drittes Armpaar.

Im weiteren Verlauf (Fig. 113 *C*) schliesst sich der Blastoporus und die Mantelregion nimmt im Vergleich zum übrigen Körper an Länge zu. Die ventralen Hälften des Trichters, jede von der Form einer halben Röhre, verschmelzen ebenso wie bei *Sepia* mit einander, um ein einziges Rohr (*inf*) zu bilden. Zwischen den beiden Kiemen zeigt sich ein seichtes Proktodaeum (*an*). Die Augen (*oc*) springen zu beiden Seiten hervor und die Arme werden erheblich länger.

Noch später tritt ein viertes Armpaar als Knospe an jedem Arm des hintersten Paares hinzu und mit der Verlängerung der Arme kommen daran die Saugnäpfe zum Vorschein. Der Mund rückt allmählich höher hinauf, so dass er nun von den Armen umstellt ist. Die Bewimperung der Oberfläche nimmt an Umfang zu.

Während der ganzen eben geschilderten Entwicklung ist das Innere des Embryos mit Dotter gefüllt, obgleich kein äusserer Dottersack vorhanden ist. Der innere Dottersack zerfällt in drei Abtheilungen, eine im Kopf, eine im Hals und eine in der Bauchregion. Von diesen wird die im Halse liegende zuerst resorbirt. Die Kopfabtheilung füllt die schon erwähnte ventrale Vorragung aus. Die

hintere Abtheilung wird mit der Zeit von der Leber eingenommen, die sich in dem Maasse, als sie das daselbst vorhandene Material verbraucht, genau in den freigewordenen Raum hineinpasst.

Die Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden wird am passendsten an dieser Stelle durch eine kurze Schilderung ihrer Keimblätter und eine ausführlichere Beschreibung des Mantels, der Schale und des Trichters, als sie in den vorhergehenden Seiten gegeben ist, vervollständigt werden.

Wie bereits dargelegt wurde, schiebt sich in der Gegend der Keimscheibe eine dicke Zellschicht zwischen das Epiblast und die Dotterhaut ein. Diese Schicht (Fig. 115, *m*) ist wesentlich mesoblastischen Ursprungs, enthält aber auch die Elemente, welche die Auskleidung des Darmcanals bilden sollen. Ihre Zellen differenziren sich erst dann in Meso- und Hypoblast, nachdem die Schalendrüse bereits zu einer ziemlich tiefen Grube geworden ist. Der Vorgang der Differenzirung ist in Fig. 114 dargestellt. Auf der Hinterseite

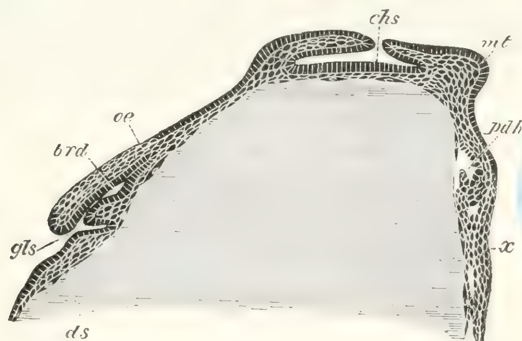


Fig. 114. Verticaler Längsschnitt durch ein Ei von *Loligo* in dem Stadium, wo sich die mesenterische Höhle zu bilden anfängt. (Nach Bobretzky.)
gls. Speicheldrüse; *brd.* Zungenscheide; *oe.* Oesophagus; *ds.* Dottersack; *chs.* Schalendrüse; *mt.* Mantel; *pdh.* Mesenteron; *x.* Epiblastverdickung zwischen den Trichterfalten.

des Mantels, an der in Fig. 111 *B* mit *an* bezeichneten Stelle bildet sich zwischen der Dotterhaut und den Mesoblastzellen ein Hohlraum aus (Fig. 114, *pdh*). Dieser Hohlraum stellt den ersten Anfang des Analendes des Mesenterons dar und die ihn auskleidenden säulenförmigen Zellen bilden das Hypoblast. Die übrigen Zellen der tieferen Schichten werden zum Mesoblast. Das Mesenteron dehnt sich allmählich weiter aus, bis es mit dem Stomodaeum zusammentrifft (Fig. 127). Das Proktodaeum entsteht als flache Grube dicht bei dem zuerst gebildeten Theil des Mesenterons.

Aus dem Mesoblast gehen nicht allein die gewöhnlich von dieser Schicht gebildeten Organe, sondern auch das Nervensystem u. s. w. hervor.

Mantel und Schale. Der Mantel nimmt seinen Anfang als Verdickung des Epiblasts an der Dorsalfläche des Embryos. Das ver-

dickte Integument nebst dem darunterliegenden Mesoblast stellt bald eine deutlich abgegrenzte Vorragung dar, in deren Mitte eine kreisförmige Grube auftritt (Fig. 114, *chs* und 115, *shs*). Diese, schon oben als Schalendrüse bezeichnet, gleicht der Schalendrüse der übrigen Mollusken ausserordentlich. Die ihren Rand umgebende Falte wächst einwärts, so dass sie schliesslich ihre Oeffnung einschnürt und endlich ganz verschliesst, und so wird dann die Drüse zu einem von Epiblast ausgekleideten, rings geschlossenen Sack, welcher hauptsächlich nach vorn weiterwächst (Fig. 114, *chs* und 127, *eih*).

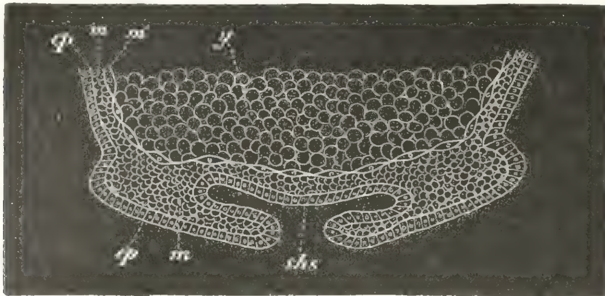


Fig. 115. Diagramm eines Verticalschnitts durch die Mantelregion eines *Loligo*embryos. (Aus Lankester.)
[Diese Figur ist im Vergleich zu Fig. 114 verkehrt gezeichnet.]
ep. Epiblast; *y.* Nahrungsdotter; *m.* Mesoblast; *m'.* Dotterhaut, aus einzelnen Zellen gebildet; *shs.* Schalendrüse.

Die Ränder des Mantels beginnen nun stärker hervorzutreten, besonders an der Hinterseite (Fig. 127), und in den durch diese vorspringende Lippe gebildeten Hohlraum kommen der After (*an*), die Kiemen etc. zu liegen. Jene Lippe besteht aus Epi- und Mesoblast. Die ganze Vorderseite des Mantels wird von der verlängerten Schalentasche (*eih*) ausgefüllt, in welcher sich bald die Schale oder der Schulp zu bilden beginnt.

Der Vergleichung der Schalendrüse der Cephalopoden mit derjenigen anderer Mollusken stellen sich gewisse Schwierigkeiten entgegen, die am besten durch folgendes Citat aus Lankester [1]) verständlich werden dürften:

„Die Lage und Entwicklung der Schalendrüse der Cephalopoden stimmt genau mit den Verhältnissen derselben bei den übrigen Mollusken überein, die in dieser Abhandlung dargestellt wurden. Wir sind daher vollkommen berechtigt, aus den embryologischen Thatsachen zu schliessen, dass die Schulptasche der Cephalopoden mit der Schalendrüse der anderen Mollusken identisch sei.

„Allein hier — ein interessantes Beispiel für die Wechselwirkungen der verschiedenen Erkenntnissquellen in der genealogischen Biologie — kreuzen sich die Pfade der Palaeontologie mit denen der Embryologie. Ich glaube, es ist unbestreitbar, dass, wenn wir keine fossilen Ueberreste

[1]) „Development of Pond Snail." *Quart. Journ. of Micr. Science*, 1874, pp. 371—374.

von Cephalopoden besässen, die Folgerung als ausgemacht gelten müsste, dass die Schulptasche nur eine besondere Ausbildung der Schalendrüse sei.

„Die Berücksichtigung des Baues der Schale bei den Belemniten und ihrer Beziehung zum Schulp des lebenden Tintenfisches wirft jedoch ein ganz neues Licht auf die Sache. Ohne irgend eine bestimmte Ansicht über die vorliegende Frage aussprechen zu wollen, möchte ich nur kurz die Hypothese darlegen, welche uns die hinsichtlich der Belemnitiden festgestellten Thatsachen aufdrängen. Die vollständige Schale eines Belemniten ist im wesentlichen eine gerade gestreckte *Nautilus*schale (also eine äussere, von einem nautilusähnlichen Vorfahren ererbte Schale), welche gleich der nautiloiden Schale von *Spirula* durch Ausbreitungen des Mantels überwachsen wurde, aber zugleich im Gegensatz zu *Spirula* von dieser Decke einen reichlichen Zuwachs an Kalkmasse erhielt. Auf der Unterfläche der eingeschlossenen *Nautilus*schale des Belemniten — *Phragmoconus* — hat sich eine Reihe von kalkigen Schichten abgelagert, welche die „Spitze“ oder das *Rostrum* bilden, und oben hat sich die Schale in die umfängliche, von den Falten des Mantels hergestellte Kammer hinauf fortgesetzt, so dass hier das flache federförmige *Proostracum* von Huxley (das „Hornblatt“) entstand.

„Ob bei den Belemniten die Mantelfalten, welche dergestalt die ursprünglich gekammerte Schale umhüllten und vergrösserten, vollständig geschlossen waren und einen Sack bildeten oder ob sie mit blos übereinandergelegten Flügeln theilweise offen blieben, muss unentschieden gelassen werden.

„Bei *Spirula* haben wir eine ursprünglich äussere Schale, die von dem darüber zusammenwachsenden Mantelsack umhüllt wird, aber keinen Zuwachs von demselben erhält.

„*Spirulirostra*, ein tertiäres Fossil, zeigt eine Schale, welche der von *Spirula* sehr ähnlich ist, nur dass sich daran ein kleines Rostrum von lamellösem Bau wie bei den Belemniten entwickelt hat (vgl. die Abbildungen in Bronn, *Classen und Ordnungen des Thierreichs*).

„Bei den Belemniten ist die ursprüngliche nautiloide Schale im Vergleich zu *Spirulirostra* sehr klein. Am grössten scheint sie noch in Huxley's Gattung *Xiphoteuthis* zu sein. Somit finden wir in der Reihe *Spirula*, *Spirulirostra*, *Xiphoteuthis*, *Belemnites* Beweise für die Umschliessung einer äusseren Schale durch Auswüchse des Mantels (wie bei *Aplysia*), für die Vergrösserung dieser Schale durch kalkhaltige Ausscheidungen der Wände des sie umgebenden Sackes und für die allmähliche Aenderung der relativen Grössenverhältnisse des ursprünglichen Kerns (des nautiloiden Phragmoconus) und der neu hinzugekommenen proostracalen und rostralen Elemente, welche dem schliesslichen Verschwinden des Kernes (der ursprünglich äusseren Schale) zustrebt. Wenn diese Ansicht über die Natur der Schalengebilde richtig ist, so ergibt sich von selbst, dass die Schalendrüse und ihr Pfropf nichts mit denselben zu thun haben. Die Schalendrüse muss der ursprünglichen nautiloiden Schale vorausgegangen sein und dies Verhältniss muss man auch zu finden erwarten, wenn einmal die Embryologie des Perlnautilus untersucht werden kann. Nun weist aber Alles auf die innige Uebereinstimmung der Be-

lemnitiden mit den lebenden Dibranchiaten hin. Die Haken an den Armen, der Tintenbeutel, die hornigen Kiefer und die allgemeine Form des Körpers lassen hierüber gar keinen Zweifel aufkommen; es ist in der That mehr als wahrscheinlich, dass die lebenden Dibranchiaten nur abgeänderte Abkömmlinge der mesozoischen Belemniten sind. Wenn dem so ist, so müssen die Schulpe von *Loligo* und *Sepia* auf die complicirter gebaute Schale des Belemniten zurückgeführt werden. Dies ist auch nicht schwierig, wenn wir annehmen, dass die ursprünglich äussere Schale, der Phragmoconus, um welchen als den Kern sich das Rostrum und das Proostracum entwickelt hatten, zuletzt ganz verschwunden sei. Die ihn umschliessenden Mantelfalten bleiben in Gestalt eines Sackes zurück und erfüllen auch ferner ihre Aufgabe, indem sie den chitinig-kalkigen „Calamus" oder den Schulp des lebenden Dibranchiaten absondern, an welchem sich noch Theile erkennen lassen, welche dem Proostracum und wahrscheinlich auch dem Rostrum der Belemniten entsprechen. Ist dies der Fall, entspricht der Schulp von *Loligo* und *Sepia* der ganzen Belemnitenschale mit Abzug des Phragmoconuskerns, so ist klar, dass die Tasche, welche bei *Loligo* so frühe sich entwickelt und der Schalendrüse der übrigen Mollusken zu entsprechen scheint, doch nicht so aufgefasst werden darf. Die auf diese Weise bei *Loligo* entstehende Tasche muss als das Aequivalent jener Tasche betrachtet werden, welche bei seinen Belemniten-ähnlichen Vorfahren durch das Zusammenwachsen der Mantelfalten über der noch jungen nautiloiden Schale entstanden war; sie hat demgemäss auch keine allgemeinere Bedeutung für sämmtliche Mollusken, sondern ist ein besonderes Organ, das nur dem Dibranchiatenstamme zukommt, ähnlich — aber keineswegs nothwendig in genetischer Verbindung stehend mit — der Mantelfalte, in welcher die Schale der ausgewachsenen *Aplysia* und ihrer Verwandten steckt. Der Schulp oder Calamus der Cephalopoden repräsentirt also nicht den Pfropf der Schalendrüse. In Bezug auf diese Ansicht der Sache sei noch hinzugefügt, dass ich in der Entwicklungsgeschichte der lebenden Dibranchiaten keine Spur eines den Phragmoconus vertretenden Gebildes gefunden habe, und überdies wäre es möglich, obgleich dieser Vermuthung nur geringes Gewicht beizulegen ist, dass die Schulptasche der Dibranchiaten, wie sie im frühesten Stadium beim Embryo von *Loligo* etc. auftritt, mit den etwa noch vorhandenen Ueberresten einer embryonalen Schalendrüse verschmolzen wäre. Wenn einmal die Embryologie von *Nautilus pompilius* bearbeitet ist, so werden wir wahrscheinlich auch mit einiger Bestimmtheit das Schicksal der Schalendrüse der Mollusken in der Classe der Cephalopoden kennen lernen."

Der Trichter. Die Entwicklung des Trichters ist im allgemeinen schon hinlänglich beschrieben worden. Die Falten, aus denen er hervorgeht, setzen sich aus Epi- und Mesoblast zusammen. Aus dem Mesoblast des vorderen Abschnitts jeder Trichterhälfte scheint ein Muskel zu entstehen, der vom Knorpel des Halses zum eigentlichen Trichter zieht. Die hinteren Abschnitte nähern sich einander langsam und gelangen zuerst ventral zur Vereinigung. Die beiden Falten

bilden anfänglich nur die Einfassung einer Rinne oder unvollkommenen Röhre (Fig. 113 *C* und 124, *ff.*), aber bald verschmelzen die freien Ränder und es entsteht ein geschlossenes Rohr, dessen Ursprung aus zwei früher völlig getrennten Hälften man nicht mehr vermuthen würde. Bei *Nautilus* jedoch bleiben die beiden Hälften dauernd getrennt und überdecken sich nur mit ihren Rändern, so dass sie eine wenigstens functionelle Röhre bilden.

Polyplacophora. Die äusseren Formverhältnisse des Embryos von *Chiton* sind schon längst durch die classischen Beobachtungen von Lovén (No. 285) bekannt geworden, während dagegen die Bildung der Keimblätter und die inneren Entwicklungsvorgänge erst in jüngster Zeit durch Kowalevsky (No. 284) Aufklärung gefunden haben. Die im April, Mai und Juni abgelegten Eier sind in eine Art Chorion mit kalkigen Vorragungen eingehüllt. Die Furchung verläuft regulär, bis vierundsechzig Segmente gebildet sind. Dann theilen sich die den Bildungspol des Eies einnehmenden Zellen rascher als die übrigen, wodurch eine längliche Kugel zu stande kommt, die zur Hälfte aus kleinen und zur Hälfte aus grossen Zellen zusammengesetzt ist. Im Innern befindet sich eine kleine Furchungshöhle. Nach ihrem späteren Schicksal lässt sich die kleinzellige Halbkugel bereits als vorderer, die grosszellige als hinterer Pol bezeichnen. Nun tritt eine Einstülpung der Zellen an der Spitze des hinteren Poles (nicht aber der ganzen grosszelligen Halbkugel) ein, wodurch ein Archenteron entsteht. Zu gleicher Zeit erscheint an der Oberfläche zwischen beiden Polen ein aequatorialer Doppelring grosser Zellen, welcher sich mit Wimpern bedeckt und zum Velum wird. An der Spitze des vorderen Pols tritt ein Wimperbüschel oder anfänglich nur eine einzige Geissel auf (Fig. 116, *III* und *IV*).

In der nächstfolgenden Entwicklungsperiode erleidet der Blastoporus, welcher bis dahin die Form einer kreisförmigen Oeffnung am hinteren Körperende hatte, eine Reihe merkwürdiger Veränderungen. In Zusammenhang mit einer allmählichen Verlängerung der Larve wandert er nach der Ventralseite und dehnt sich in Form einer Rinne nach vorn bis zum Velum aus. Bald darauf verwandelt sich der mittlere Theil der Rinne in ein Rohr, das sich vorn nach aussen öffnet, während es hinten mit dem Archenteron communicirt. Später verschmelzen die Wände dieses Rohres mit einander, so dass sein Lumen verschwindet, was natürlich zu gleicher Zeit auch den Verschluss des Blastoporus zur Folge hat. Dadurch wandelt sich das Rohr selbst in eine an der Bauchseite zwischen Epi- und Hypoblast gelegene Zellplatte um [1]).

Während des Ablaufs der erwähnten Vorgänge ist das Mesoblast entstanden. Es stammt von den seitlichen und ventralen Zellen des Hypoblasts ab.

[1]) Es besteht eine auffallende Aehnlichkeit zwischen den Veränderungen des Blastoporus bei *Chiton* und der Entstehung des neurenterischen Canals bei den *Chordata*, besonders wenn Kowalevsky's Angabe richtig ist, dass die Pedalnerven aus der Bauchplatte hervorgehen.

Nachdem einmal die Keimblätter ausgebildet sind, macht die Weiterentwicklung der Larve sehr rasche Fortschritte. Unmittelbar hinter dem Velum entsteht eine tiefe Furche, welche an der Bauchfläche besonders tief ist, und das Stomodaeum kommt als Einstülpung der Vorderwand des tieferen Theils dieser Grube zum Vorschein. Hinter demselben wächst der übrige Theil der Ventralfläche zum abgeplatteten Fusse aus.

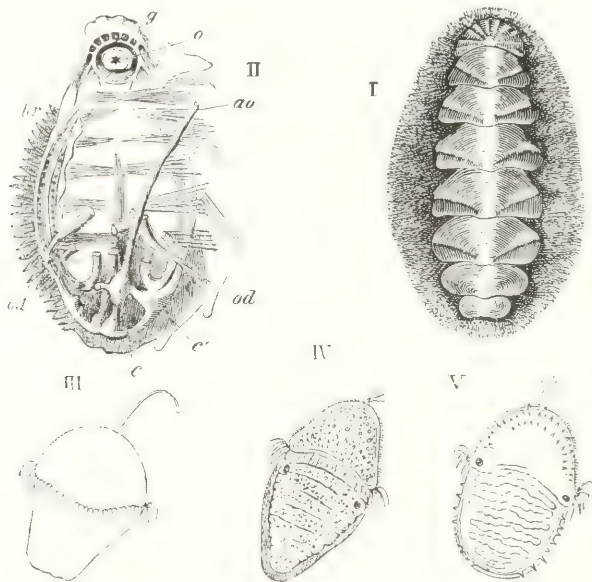


Fig. 116.

I. *Chiton Wossnessenskii.* (Nach MIDDENDORF.)
II. *Chiton*, zergliedert. *o.* Mund; *g.* Nervenring; *ao.* Aorta; *c.* Herzkammer; *c'.* eine Vorkammer; *br.* die linke Kieme; *od.* Eileiter. (Nach CUVIER.)
III. IV. V. Entwicklungsstadien von *Chiton cinereus.* (Nach LOVÉN.)
Die Figuren sind HUXLEY entnommen.

Die dorsale, hinter dem Velum liegende Fläche bildet den Mantel und theilt sich durch sechs oder sieben Querfurchen in segmentartige Bezirke, die man Mantelplatten nennen kann (Fig. 116, *IV*). Diese Bezirke scheinen ebenso vielen abgeflachten Schalendrüsen zu entsprechen (?). Dicht hinter dem Velum treten die Augen in Gestalt zweier schwarzer Flecken auf (Fig. 116, *IV*).

Während diese äusseren Veränderungen vor sich gehen, erfährt auch das Archenteron eine wesentliche Umgestaltung. Aus seinem vorderen Abschnitt geht nach KOWALEVSKY eine dorsale (?) Tasche hervor, in welcher die Radula entsteht, während sich die Leber aus zwei seitlichen Divertikeln desselben bildet.

Aus dieser Darstellung scheint hervorzugehen, dass KOWALEVSKY sowohl den Oesophagus als die Radulatasche für Abkömmlinge der

Wandungen des Archenterons und nicht des Stomodaeums hält — eine Entstehungsweise dieser Organe, die ohne Parallele bei allen Mollusken dastehen würde.

Um diese Zeit schlüpft die Larve aus, schwimmt kurze Zeit umher und setzt sich dann mit ihrem Fusse fest, um ihre Larvenorgane, die Cilien etc. abzuwerfen und die Schale auszubilden.

Die Schale kommt schon während des Larvenlebens in Form von Spicula auf der Mitte und an den Seiten des Kopfes zum Vorschein und später treten welche auf der Mitte und den Seiten der postoralen Mantelplatten hinzu (Fig. 116, *V*). Die bleibenden Schalen entstehen etwas später in Gestalt einer Reihe medianer und lateraler Kalkplatten, zuerst auf dem hintern Abschnitt des Velarfeldes und später auf den dahinter liegenden Mantelplatten. Dann vereinigen sich die drei Kalkstücke jeder Platte mit einander und werden zu der bleibenden Schalenplatte. Die ursprünglichen Spicula werden nach den Seiten verdrängt, wo sie theilweise liegen bleiben und theilweise durch neue Spicula ersetzt werden.

Das Nervensystem entsteht im Larvenleben in Form von vier Längssträngen, zwei lateralen — den Kiemennerven — und zwei ventralen — den Pedalnerven. Paarige vordere Verdickungen der Fussnerven begegnen sich vor dem Munde und bilden den Schlundring. Die Fussnerven und ihre Abkömmlinge sollen nach KOWALEVSKY aus den Seitentheilen der Bauchplatte hervorgehen, welche bei der Umgestaltung des Blastoporus entstanden war. Der mediane Theil dieser Platte ist auch nach Ausbildung dieser Nerven noch sichtbar.

Die Haupteigenthümlichkeit der *Chiton*larve (abgesehen von der merkwürdigen Bauchplatte) liegt in der Verlängerung und dorsalen Segmentirung des hinteren Körperabschnitts. Das Velum zeigt die normale Lage und die gewohnte Beziehung zum Munde, dagegen ist die Lage der Augen hinter demselben abnorm.

Die Verlängerung und Gliederung des hinteren Körperabschnitts ist wohl als ein Anzeichen dafür anzusehen, dass sich *Chiton* schon frühe vom Hauptstamm der Odontophoren abgezweigt und seine eigene Richtung eingeschlagen hat, dass also n i c h t etwa die übrigen Odontophoren von *Chiton* ähnlichen Vorfahren abstammen. Die Schale der Mollusken ist nach dieser Ansicht nicht von einer der Platten von *Chiton* abzuleiten, sondern die letzteren sind durch die Gliederung einer primitiven einfachen Schale zu erklären. Die hier vorkommende Gliederung ist von der Art, wie sie sämmtliche trochosphaeren Larvenformen zu erlangen fähig gewesen zu sein scheinen. Die bilaterale Symmetrie von *Chiton* aber, welche ebenso scharf ausgeprägt ist wie diejenige der Lamellibranchiaten, weist jedenfalls darauf hin, dass er einen primitiven Stamm der Odontophoren repräsentirt.

Scaphopoda. Die äusseren Verhältnisse der eigenthümlichen Larve dieser Gruppe sind von LACAZE DUTHIERS (No. 286) vollständig beschrieben worden.

Die Furchung verläuft inaequal und entspricht dem gewöhnlichen

Molluskentypus. Nach ihrem Abschluss streckt sich der Embryo etwas in die Länge und es erscheint auf seiner Oberfläche eine Reihe transversaler Wimperkränze. Sobald dieselben fertig sind, schlüpft die Larve aus und schwimmt mit Hilfe ihrer Cilien umher. Es entstehen im ganzen sechs Wimperkränze und ausserdem ein Wimperbüschel in einer Vertiefung am Vorderende.

Die so entstandene Larve weicht im Aussehen bedeutend von den bisher beschriebenen Larven ab und ihre Theile sind nur schwer auf diejenigen der andern zurückzuführen; die nächsten Entwicklungsstadien zeigen jedoch, dass der ganze von den Wimperkränzen umfasste Körperabschnitt nur einen Theil des Velarfeldes repräsentirt, während der kleine papillenförmige Abschnitt dahinter dem postvelaren Theil des Embryos entspricht. Der letztere nimmt nun sehr rasch an Grösse zu und gleichzeitig reduciren sich die Wimperkränze auf vier, welche allmählich näher zusammenrücken, während der Theil, auf welchem sie sitzen, in die Breite wächst. Schliesslich vereinigen sich alle Wimperkränze und bilden einen einzigen Kranz auf dem vorspringenden Rande des Velums. In der Mitte desselben sitzt das terminale Wimperbüschel auf einer bedeutend verkleinerten Vorragung.

Während das Velum diese Veränderungen erfuhr, ist der postvelare Abschnitt des Körpers zur weitaus grösseren Hälfte des ganzen Embryos geworden, so dass nun das Velum als vorragende Scheibe am Vorderende eines langgestreckten Körpers erscheint. Der Mantel entsteht in Form zweier seitlicher Auswüchse nahe dem hinteren Körperende, welche eine von Cilien bedeckte ventrale Furche zwischen sich lassen; auf ihrer Dorsalfläche bildet sich eine zarte Schale aus. Die Mantellappen vergrössern sich, und während die erwähnten Vorgänge am Velum ablaufen, begegnen sie sich in der Ventrallinie, verschmelzen mit einander und gestalten die Furche zwischen sich in ein vollständiges, hinten und vorn offenes Rohr um. Durch die Thätigkeit der Cilien wird ein Wasserstrom durch dasselbe hindurchgetrieben. Die Schale, welche anfänglich wie bei anderen Mollusken scheibenförmig war, passt sich dem Mantel an und wird so gleichfalls zur Röhre. Am Vorderende des Mantelrohrs, das anfänglich das Velum noch nicht bedeckt, entsteht der Fuss in Gestalt einer Vorragung an der ventralen Körperwand, welche rasch nach vorn wächst, dreilappig wird wie beim erwachsenen Thier und Wimpern erhält.

Nach Ablauf dieser Veränderungen unterscheidet sich die Larve vom fertigen Thiere wesentlich noch durch das Vorspringen des Velums über den Rand der Schale hinaus. Bald jedoch beginnt das Velum sich rückzubilden und die Larve sinkt auf den Boden. Das Mantelrohr und die Schale wachsen vorwärts und umhüllen das Velum gänzlich, das kurz darauf verschwindet. Der Mund entsteht an der Ventralseite des Velums, an der Basis des Fusses; zu seinen Seiten erheben sich die für das ausgewachsene *Dentalium* so charakteristischen eigenthümlichen Tentakel.

LAMELLIBRANCHIATA.

Die Larven der Lamellibranchiaten zeigen im ganzen dieselben Charaktere wie die der Gasteropoden und Pteropoden. Auf ein Trochosphaerenstadium mit Velum, aber ohne Schale, folgt ein Veligerstadium mit noch mehr entfaltetem Velum, dorsaler Schale und ventralem Fuss.

Die Furchung verläuft inaequal und ungefähr wie bei den Gasteropoden, aber der besonders charakteristische Gasteropodentypus mit vier grossen Dotterkugeln kommt, so viel wir wissen, nur bei *Pisidium* vor, während als häufigster Typus die Furchung von *Anodon* (S. 95) zu gelten scheint.

Es kommt dann zu einer epibolischen oder embolischen Gastrula, die weiteren Vorgänge der Ausbildung der Keimblätter sind aber nur erst so ungenügend und für so wenige Formen bearbeitet, dass es unmöglich ist, eine allgemeine Darstellung davon zu geben. Was hierüber bekannt ist, soll bei der Schilderung der Entwicklung specieller Typen erwähnt werden.

Der Blastoporus schliesst sich in einigen Fällen an der Stelle, wo später der After *(Pisidium)*, und wahrscheinlich in anderen Fällen da, wo der Mund entsteht. Für *Anodon* ist sogar nachgewiesen, dass er sich weder an der Stelle des späteren Mundes noch des Afters schliesst, sondern an der Dorsalfläche!

Der Embryo bekommt eine ungefähr ovale Gestalt und bei den freien marinen Formen erscheint sehr früh vor dem Munde ein wohlentwickeltes Velum. Dasselbe bildet sich nach LOVEN aus zwei Papillen hervor und erhält das Aussehen eines mit langen Cilien ausgestatteten Ringwulstes. Auf der Mitte des Velarfeldes steht in der Regel eine einzige lange Geissel (Fig. 117 *B* und *C*). Das Velum wird niemals zweilappig.

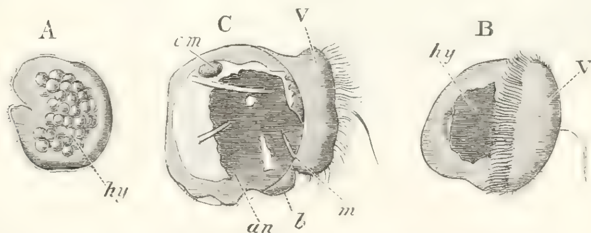


Fig. 117. Drei Entwicklungsstadien von *Cardium*. (Nach LOVÉN.)
hy. Hypoblast; *b.* Fuss; *m.* Mund; *an.* After; *V.* Velum; *cm.* vorderer Adductormuskel.

In den späteren Stadien, nach der Ausbildung der Schale, wird das Velum ausserordentlich retractil, so dass es durch besondere Muskeln fast vollständig unter den Mantel zurückgezogen werden kann. Es stellt das hauptsächliche Locomotionsorgan der freien Larve dar.

Bei einigen Süsswasserformen, welche keine freie Larvenexistenz haben, erscheint das Velum bedeutend reducirt *(Anodon, Unio, Cyclas)*

oder es ist sogar ganz verschwunden *(Pisidium)*. Hier sowohl wie bei *Teredo* und wahrscheinlich noch anderen marinen Formen (z. B. *Ostrea*) fehlt auch das centrale Flagellum. LOVÉN hat, obgleich ohne directe Beweise, die Vermuthung ausgesprochen, dass die Lippententakel der ausgewachsenen Lamellibranchiaten die Ueberreste des Velums seien. In jedem Falle stellt das Velarfeld den einzigen Repräsentanten des Kopfes dar. Bei einigen marinen Formen tritt vor der Ausbildung des Velums eine allgemeine Wimperhülle auf und bei *Montacuta* und anderen Typen kommt wie bei manchen Gasteropoden ein circumanales Wimperbüschel zum Vorschein.

Eine Schalendrüse tritt schon sehr frühe auf der Rückenfläche von *Pisidium*, *Cyclas* und *Ostrea* und wohl der meisten marinen Formen auf (Fig. 118, *shs*). Dieselbe ist ungefähr sattelförmig und wird von hohen unbewimperten Zellen gebildet, die eine Rinne auskleiden. Sie flacht sich jedoch ab und auf ihrer Oberfläche entsteht die Schale, welche in der Regel die Form einer unpaarigen sattelförmigen Cuticula zu haben scheint, an deren beiden Seiten sich später durch Ablagerung von Kalksalzen die Schalenklappen bilden. Bei *Pisidium* sind die beiden Klappen nach LANKESTER's Beobachtung anfänglich ganz von einander unabhängig und weit getrennt, und LANKESTER vermuthet, ohne es jedoch bewiesen zu haben, dass sich das Schalenligament im medianen Theil der Furche der Schalendrüse entwickle.

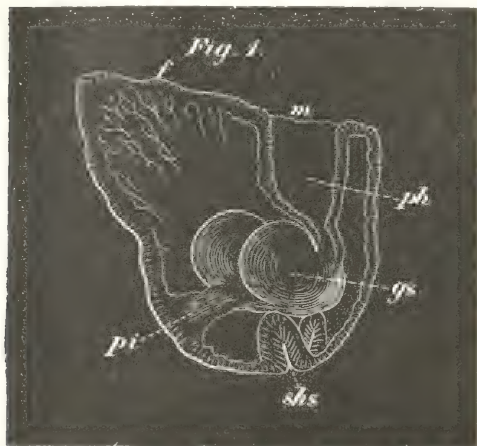


Fig. 118. Embryo von *Pisidium pusillum*. (Nach LANKESTER.)
f. Fuss; *m*. Mund; *ph*. Pharynx; *gs*. zweilappiger Magen; *pi*. Darm; *shs*. Schalendrüse.

Die Mantellappen gehen aus seitlichen Auswüchsen des Körpers hervor; gewöhnlich haben sie schon einen ansehnlichen Umfang, bevor sie von der Schale bedeckt werden. Bei *Anodon* und *Unio* jedoch entstehen die Mantellappen der Larve auf etwas abweichende Weise und werden von Anfang an vollkommen von den Klappen der Larvenschale bedeckt. Diese Larvengebilde werden bei *Anodon* und *Unio* später durch bleibende Gebilde ersetzt.

Die Adductormuskeln entwickeln sich bald nach dem Auftreten der Schale. Manchmal, z. B. bei *Mytilus*, tritt der hintere, in anderen Fällen wieder, z. B. bei *Cardium*, der vordere zuerst auf.

Der Fuss entsteht wie gewöhnlich als Vorragung zwischen Mund und After. Im Vergleich zu den Gasteropoden bildet er sich spät

aus, ja in manchen Fällen ragt er nicht eher hervor, als bis die Schale eine ansehnliche Grösse erreicht hat. In seiner hintern Hälfte entwickelt sich bei *Cyclas* und anderen Formen eine provisorische paarige Byssusdrüse aus der Epidermis. In anderen Fällen, z. B. bei *Mytilus*, tritt gleich die bleibende Byssusdrüse auf. Dieselbe nimmt nahezu die Lage des Operculums der Gasteropoden ein und dürfte wohl diesem Organ entsprechen. Der Vordertheil des Fusses ist gewöhnlich bewimpert.

Die Kiemen erscheinen ziemlich spät in der Larvenentwicklung jederseits zwischen Mantel und Fuss längs der Basis des letzteren (Fig. 120, *br*). Sie stellen zuerst eine gerade Reihe einzelner bewimperter, fast knopfförmiger Papillen dar. Später kommt eine zweite Reihe dazu. Aus den beiden Reihen gehen dann die Kiemenblätter jeder Seite hervor.

Die weitere Entwicklung der Kiemen ist von LACAZE DUTHIERS (No. 297) an *Mytilus* studirt worden. Die zuerst gebildete Reihe von Kiemenpapillen wird zur inneren der beiden Kiemen des fertigen Thieres. Die Zahl der Papillen nimmt von vorn nach hinten fortschreitend zu. Wenn etwa elf vorhanden sind, so verschmelzen sie mit ihren etwas angeschwollenen freien Enden, während sie an der Basis durch Schlitze getrennt bleiben.

Die freie Lamelle der Kieme entsteht dadurch, dass sich das freie Ende des Kiemenblattes nach innen hin auf sich selbst zurückbiegt und gegen die Ursprungslinie des Blattes hinwächst. Anfänglich besteht die freie Lamelle nicht aus getrennten Stäbchen, sondern aus einer undurchbrochenen Membran. Bevor diese jedoch sehr gross geworden ist, treten Durchbrechungen in derselben auf, welche den Lücken zwischen den Stäbchen der festgewachsenen Lamelle entsprechen.

Die äussere Kieme entwickelt sich genau auf dieselbe Weise, aber etwas später als die innere. Ihre ersten Anfänge werden sichtbar, wenn ungefähr zwanzig Papillen der inneren Kieme vorhanden sind. Sie beginnt sich nahe dem Hinterrande der letzteren anzulegen, von wo aus sowohl vorn als hinten neue Papillen hinzutreten. Ihre freie Lamelle liegt auf ihrer Aussenseite.

Bei *Mytilus* werden die beiden Lamellen (die freie und die festgewachsene) jedes Kiemenstäbchens in weiten Abständen durch dehnbare Fortsätze, die „interlamellaren Verbindungen“, mit einander vereinigt, während die neben einander liegenden Stäbchen durch bewimperte Brücken zusammengehalten werden. Bei den meisten anderen Typen geht die Verwachsung zwischen den einzelnen Theilen der Kiemen viel weiter, um vielleicht das Maximum bei *Anodon* und *Unio* zu erreichen [1].

Im Fusse scheinen stets grosse paarige Gehörbläschen zu entstehen, welche offenbar den Gehörbläschen der Gasteropoden homolog sind.

[1]) R. H. PECK, „Gills of Lamellibranch Mollusca.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XVII. 1877.

Augen finden sich häufig bei der Larve, selbst wenn sie beim Erwachsenen wieder verschwinden. Bei *Montacuta* und anderen Formen bildet sich ein Paar dieser Organe an der Basis des Velums jederseits des Oesophagus, nicht weit von den Gehörbläschen. Sie sind mit Linsen ausgestattet.

Eine ganze Reihe ähnlicher Organe findet sich bei der Larve von *Teredo* vor dem Fusse.

Cardium. Als Beispiel eines marinen Lamellibranchiaten wähle ich *Cardium pygmaeum*, dessen Entwicklung wir durch Lovén (No. 291) kennen gelernt haben. Die Eier, von einer ziemlich dicken Kapsel umhüllt, werden in der Kloake befruchtet. Die Furchung verläuft fast wie bei *Nassa* (siehe S. 97) und die kleinen Segmente umwachsen allmählich die grossen Hypoblastkugeln, so dass also eine Gastrula durch Epibolie zu entstehen scheint. Nachdem das Hypoblast ganz vom Epiblast bedeckt worden ist, flacht sich die eine Seite des Embryos etwas ab und erhält eine mässig tiefe Einsenkung (Fig. 117 *A*). Nach Lovén's Beschreibung halte ich es für wahrscheinlich, dass die Einsenkung an der abgeflachten Seite die Lage des Blastoporus einnimmt und dass die Einsenkung selbst zum Stomodaeum wird. Auf diesem Stadium bedeckt sich der Embryo mit kurzen Wimpern, welche eine Rotation desselben in der Eikapsel veranlassen.

Dicht über dem Munde erscheinen zwei kleine Papillen, welche allmählich auseinanderrücken und einen mit langen Cilien bedeckten Ringwulst bilden, der den Embryo vor dem ventral liegenden Mund umgürtet. Dies Gebilde ist das Velum. In seiner Mitte steht ein einziges langes Flagellum (Fig. 117 *B*). Kurz darauf entsteht die Schale als sattelförmiges Gebilde auf der Rückenfläche des Embryos. Sie besteht anfänglich aus zwei Hälften, welche hinten ohne Andeutung eines Schlosses zusammenstossen (Fig. 117 *C*). Die beiden Klappen werden rasch grösser und bedecken theilweise das Velum, während unter ihnen bald die Mantelfalten als seitliche Lappen hervorwachsen.

Inzwischen hat sich auch der Darmcanal differenzirt (Fig. 117 *C*). Er besteht aus Mund *(m)* und bewimpertem, wahrscheinlich vom Stomodaeum abstammendem Oesophagus, aus Magen und Darm, die vom eigentlichen Hypoblast abstammen, und aus einer Leber, die sich aus zwei getrennten, in den Magen ausmündenden Lappen zusammensetzt. Der After *(an)* kommt nicht weit hinter dem Munde zum Vorschein und zwischen beiden findet sich eine noch sehr schwach entwickelte Anlage des Fusses *(b)*. Der vordere Adductormuskel *(cm)* tritt schon in diesem Stadium auf, obgleich der hintere noch nicht differenzirt ist.

Nun ist die Larve zum Ausschlüpfen fertig, ihre weitere Entwicklung ist aber nicht verfolgt worden.

Ostrea. Die Larven von *Ostrea*, welche Salensky (No. 293) abgebildet hat, zeigen grosse Uebereinstimmung mit *Cardium*. Das Velum stellt jedoch nur einen einfachen Wimperkranz ohne centrales Flagellum dar. Das Proktodaeum scheint später zu entstehen als das Stomodaeum; was aber die Lage des Blastoporus betrifft, so ist das jüngste abgebildete

Stadium schon zu weit vorgeschritten, um hierüber noch Aufschluss geben zu können.

Pisidium. Die Entwicklung von *Pisidium* wurde von LANKESTER (No. 239) untersucht. Das Ei steckt in einer Dotterhaut und durchläuft die Entwicklung innerhalb einer Bruttasche an der Basis der inneren Kieme.

Die Furchung beginnt mit dem Zerfall in vier gleiche Segmente, deren jedes sodann, wie bei so vielen anderen Mollusken, durch Knospung eine kleine Kugel abgibt. Die späteren Furchungsstadien sind nicht im einzelnen verfolgt worden, aber das Endergebniss ist eine Blastosphaere. Dann tritt Invagination vermuthlich am unteren Pol ein und es entsteht ein archenterischer Sack.

Nun nimmt der Embryo rasch an Grösse zu. Der Blastoporus schliesst sich und der archenterische Sack stellt eine kleine, an der Innenwand der Embryonalblase sitzende Masse dar (Fig. 119, *hy.*). In dem

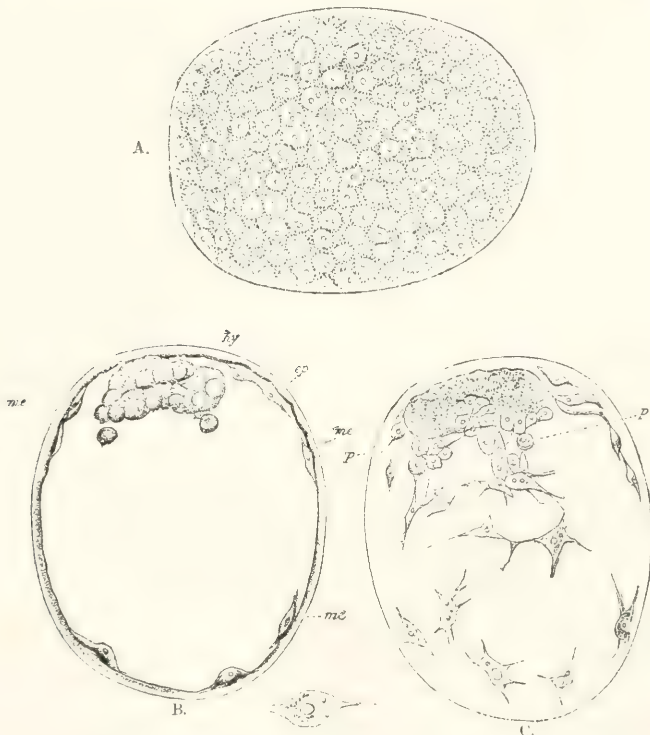


Fig. 119. Drei Ansichten eines Embryos von *Pisidium* bald nach Verschluss des Blastoporus. (Nach LANKESTER.)
A. Oberflächenansicht.
B. Optischer Schnitt durch die Medianebene.
C. Optischer Schnitt durch eine nur wenig unter der Oberfläche gelegene Ebene.
ep. Epiblast; *me.* Mesoblast; *hy.* Hypoblast; *p.* Zellen, die augenscheinlich aus dem Hypoblast hervorsprossen und zu Mesoblastelementen werden.

grossen Raume zwischen den Wandungen des Archenterons und der Embryonalblase kommen sternförmige Mesoblastzellen zum Vorschein, welche hauptsächlich vom Epiblast, jedoch theilweise wohl auch von der Hypoblastblase abstammen (Fig. 119 *C, p*). Der Raum zwischen Hypo- und Epiblast, welcher diese Zellen enthält, ist die Leibeshöhle. Fig. 119 stellt drei Ansichten des Embryos in diesem Stadium dar. *A* ist eine Oberflächenansicht, welche nur das Epiblast zeigt; *B*, ein optischer Schnitt durch die Medianebene, lässt das Hypoblast und einige Mesoblastzellen erkennen, und *C*, gleichfalls ein optischer Durchschnitt, zeigt hauptsächlich das Mesoblast. Nun entsteht an der einen Seite des Embryos eine Vorragung, welche die Anlage des Fusses bildet, und der archenterische Sack wächst an seinem freien Ende in zwei Lappen aus, bleibt aber durch einen soliden Stiel mit dem Epiblast verbunden. Das zunächst auftretende Organ ist das Stomodaeum. Es erscheint als bewimperte Epiblasteinstülpung, welche auf das freie Ende des archenterischen Sackes trifft, damit verschmilzt und sich bald darauf in denselben öffnet (Fig. 118, *ph*). Zwischen dem Mund und der Anheftungsstelle des enterischen Stieles liegt der Fuss (*f*), der sich mit Wimpern bedeckt. An der dorsalen Seite jenes Stieles erscheint eine sattelförmige Epiblastzellengruppe, welche die Seiten einer Grube begrenzt (*shs*). Dies ist die Anlage der Schalendrüse.

Der enterische Stiel oder der Darm, wie wir ihn jetzt nennen können, bekommt bald darauf ein Lumen, bleibt aber an seinem Hinterende, wo sich später der After bildet, immer noch undurchbohrt. Ventralwärts vom Darme liegt eine eigenthümliche Zellmasse — die Anlage des Bojanus'schen Organs. Dasselbe soll aus einer Epiblasteinstülpung hervorgehen.

In einem wenig späteren Stadium nimmt die Schalendrüse rasch an Grösse zu und flacht sich ab, während auf beiden Seiten derselben die Anlagen der Schalenklappen auftreten, die anfangs ganz selbständig und durch einen ansehnlichen Zwischenraum von einander getrennt sind (Fig. 120). Noch vor dem Erscheinen der Schalenklappen sind bereits die Mantelfalten aus den Seiten des Körpers hervorgewachsen.

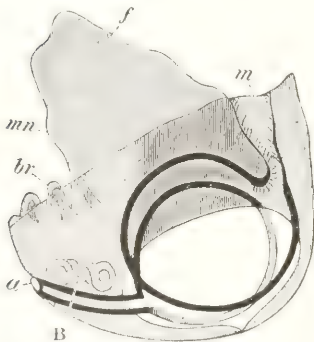


Fig. 120. Diagrammatische Darstellung einer älteren Larve von *Pisidium*. (Copie nach Lankester.)
m. Mund; *a*. After; *B*. Bojanus'sches Organ; *mn*. Mantel; *f*. Fuss.

Etwas später kommen die Kiemen als eine gerade Reihe kleiner einzelner Knospen nach innen von den Mantelfalten hinter dem Fusse zum Vorschein (Fig. 120, *br*). Auch differenzirt sich der vordere Adductor.

In der Zwischenzeit hat der Darmcanal erhebliche Veränderungen erfahren. Die früheren seitlichen Lappen erweitern sich ausserordentlich und werden bewimpert. In einem späteren Stadium machen ihre Wandungen eigenthümliche Umgestaltungen durch, deren Natur noch etwas dunkel ist, die mir aber gleicher Art zu sein scheinen wie bei manchen Pteropoden und Gasteropoden, wo sich die Zellen der

Leberdivertikel, denen die Seitenlappen von *Pisidium* offenbar entsprechen, mit eiweisshaltigem Material erfüllen.

Die noch folgenden Stadien von *Pisidium* sind nicht untersucht worden.

Es ist auffallend, dass bei *Pisidium* kein Veligerstadium vorkommt. Dies beruht wahrscheinlich darauf, dass die Entwicklung innerhalb der Bruttasche abläuft. Ebenso ist die späte Entwicklung der Otocysten merkwürdig. Bis zu dem letzten noch beobachteten Stadium hatte sich noch keine Byssusdrüse gebildet. Auch bei *Cyclas calyculata* (SCHMIDT) scheint diese Drüse zu fehlen.

Cyclas. Die Entwicklung von *Cyclas* ist nach VON JHERING'S Darstellung sehr verschieden von derjenigen von *Pisidium*, so sehr, dass sich die Abweichungen fast nur durch Beobachtungsfehler erklären lassen.

Die Furchung von *Cyclas* verläuft ähnlich wie bei *Anodon* (siehe S. 95); eine Masse von grossen Zellen, die von kleineren umschlossen werden, liefert das Hypoblast. Im Innern dieser Masse tritt ein Lumen auf und ein Fortsatz derselben wächst gegen das Epiblast hin, trifft damit zusammen und geht in Mund und Oesophagus über — ein Entwicklungsmodus dieser Theile, der unter den Mollusken ohne Beispiel dasteht. Ein ganz rudimentäres Velum scheint sich nach LEYDIG (No. 290) am Kopfende zu entwickeln. Die Schalendrüse zeigt denselben Charakter wie bei den Gasteropoden. Nach LEYDIG tritt die Schale als einfaches sattelförmiges Gebilde an der Dorsalfläche auf, dessen laterale Theile verkalken und zu den beiden Klappen werden, die aber in der Mitte durch den membranösen medianen Abschnitt verbunden sind. Zu beiden Seiten des Körpers entstehen die Mantellappen wie bei *Pisidium*.

Bald nach der Ausbildung der Schale erscheint die Byssusdrüse in Gestalt eines Paares kleiner Follikel im hinteren Abschnitt des Fusses. Sie wächst rasch heran und wird zu einer paarigen birnförmigen Drüse, welche die Byssusfäden aussondert, mittels deren sich alle Embryonen an derselben Stelle der Innenwand der Bruttasche festheften.

Der Fuss ist gross und vorn bewimpert. In ihm entwickeln sich sehr früh Otolithenblasen und Pedalganglien.

Unio. Das Ei von *Anodonta* und *Unio* ist in eine Dotterhaut gehüllt, deren Oberfläche sich zu einer vorspringenden trompetenförmigen, an ihrem Ende durchbohrten Röhre erhebt (Fig. 12). Dies ist die Mikropyle. Sie verschwindet bei *Anodonta piscinalis*, wenn das Ei reif geworden ist, bleibt aber bei *Unio* während der ganzen Entwicklung bestehen. Die Eier gelangen auf noch nicht ganz aufgeklärte Weise in den Raum zwischen den beiden Lamellen der äusseren Kiemen der Mutter, wo sie ihre erste Entwicklung durchmachen. Der animale oder obere Eipol liegt der Mikropyle gegenüber.

Die Furchung ist inaequal (s. S. 95) und führt zu einer Blastosphaere mit grosser Furchungshöhle. Die grössere Hälfte des Eiumfanges wird von kleinen gleichförmigen Zellen bedeckt, der (mit Rücksicht auf die Furchung) untere Pol aber wird von einer einzigen grossen Zelle ein-

genommen. Die kleinen Zellen werden zum Epiblast, aus der grossen Zelle gehen Hypo- und Mesoblast hervor [1]).

Die einzige grosse Zelle theilt sich nun in zwei, dann in vier und zuletzt in zehn bis fünfzehn Zellen. Dieselben bilden eine besondere Zone von mehr körnigem Aussehen als die übrigen Zellen der Blastosphaere. Die meisten sind von nahezu gleicher Grösse, zwei derselben aber (nach Rabl), die einander berühren, aber auf der späteren rechten und linken Seite des Embryos liegen, sind bedeutend grösser. Diese treten in den Hohlraum der Blastosphaere ein, während sich zu gleicher Zeit die Zone körniger Zellen abflacht und dann in Gestalt eines kleinen, mit in die Quere verlängerter Oeffnung versehenen Sackes eingestülpt wird, der die Höhlung der Blastosphaere lange nicht ausfüllt. Dieser eingestülpte Sack ist das Archenteron.

Die beiden grossen Zellen, die in unmittelbarer Berührung mit der von Rabl so genannten Vorderlippe des Blastoporus stehen, geben darauf durch Knospung kleine Zellen ab, welche zuerst eine die Wände des Archenterons bedeckende Schicht bilden, dann aber sich zu einem Netzwerk entfalten, das den ganzen Hohlraum der ursprünglichen Blastosphaere erfüllt. Ein zwischen diesen Zellen übrigbleibender Raum stellt die primitive Leibeshöhle dar. Längere Zeit hindurch behaupten die beiden ersten Mesoblastzellen ihre überwiegende Grösse [2]). Am Hinterende des Körpers, das also den beiden Mesoblastzellen gegenüberliegt, findet man drei besonders grosse Epiblastzellen.

Bei *Anodonta* und *Unio tumidus* erscheint um diese Zeit ein langes Wimperbüschel am Vorderende des Körpers. Die Cilien verursachen eine Rotation des Embryos und scheinen das Velum zu vertreten. Bei *Unio pictorum* treten sie erst viel später auf.

Unmittelbar nach diesem Stadium erfolgen die Veränderungen des Embryos ausserordentlich rasch. Zuerst kommt am Hinterende des archenterischen Sackes eine eigenthümliche Masse von Mesoblastzellen zum Vorschein, welche sich in die Quere streckt und zu dem einzigen Adductormuskel wird. Mit der späteren Ausbildung der Schale befestigt sich der Muskel an ihren beiden Klappen. Darauf schliesst sich der Blastoporus und das kleine Archenteron wächst nach vorne hin, bis es vorn auf das Epiblast trifft, während es sich gleichzeitig an der Stelle, wo der Blastoporus lag, von demselben ablöst. Wo es vorne die Körperwand berührt, da entsteht eine kleine Epiblasteinstülpung, welche sich in den archenterischen Sack öffnet und den bleibenden Mund bildet.

Während dieser Vorgänge hat sich die Schale als einfache sattelförmige Platte auf der Rückenfläche gebildet. Aus ihr differenziren sich später die beiden Klappen, die an der Dorsalseite mit geradem Schlossrand zusammenstossen. Jede Klappe ist anfangs kreisförmig, wird aber

[1]) Die Schilderung der weiteren Entwicklung bis zum Ausschlüpfen ist Rabl (No. 292) entnommen.

[2]) Ich schliesse mich in dieser Beschreibung Rabl's Nomenclatur an. Nach seiner Darstellung liegt die Ventralseite des Körpers am ursprünglichen animalen, die Dorsale am unteren Pol und das Vorderende entspricht der Mesoblastseite der Einstülpungsöffnung.

später dreieckig, mit dem Schlossrand als Basis. Die Klappen sind nicht ganz gleichseitig, sondern die Vorderseite erscheint weniger convex als die hintere. In einer späteren Periode entsteht an der Spitze jeder Klappe ein schnabelförmiges Organ in gleicher Weise wie die übrige Schale, aber unter rechtem Winkel zum Haupttheil der Klappe. Sein Ende ist zugespitzt und seine Aussenfläche trägt zahlreiche scharfe Dornen, welche in der Mittellinie besonders gross sind (siehe Fig. 121 *A*). Es wird nach dem Ausschlüpfen der Larve zu ihrer Anheftung an den Fisch verwendet, auf welchem sie einige Zeit schmarotzt. Die Schale ist von zahlreichen Poren durchbohrt.

Nach der Schale tritt ein neues Gebilde auf, das als Byssusdrüse bekannt ist. Dieselbe entsteht als Epiblasteinstülpung am Hinterende des Körpers, Rabl vermochte jedoch nicht zu erkennen, ob sie aus den dort befindlichen drei grossen Epiblastzellen hervorgeht oder nicht. Sie stellt in der Folge eine langgestreckte Drüse mit ungefähr drei Windungen um den Adductormuskel herum auf der linken Seite dar, öffnet sich aber in der ventralen Medianlinie. Sie scheidet einen langen Faden aus, mit welchem sich die Larve nach dem Ausschlüpfen aufhängt.

Eine Zeit lang ragt der ventrale Theil des Körpers hinten über das Ende der Schalenklappen hinaus, allein noch bevor diese vollständig ausgebildet sind, erscheint eine mediane Einstülpung der Körperwand, welche die Leibeshöhle zum grössten Theil ausfüllt und zwei grosse seitliche Lappen liefert, je einen für jede Schalenklappe. Dies sind die Mantellappen.

Noch vor ihrer völligen Ausbildung kommen eigenthümliche Sinnesorgane, gewöhnlich vier an der Zahl, auf jedem Lappen zum Vorschein. Jedes besteht aus einer säulenförmigen Zelle, deren freies Ende eine Cuticula trägt, aus welcher zahlreiche feine Borsten hervorragen. Die ganze Zelle wird nebst ihrer nächsten Umgebung von einer zarten Membran bedeckt, die zum Durchtritt der Borsten durchbohrt ist. Das grösste und zuerst gebildete dieser Organe liegt nahe dem vordern dorsalen Abschnitt des Mantels, die drei übrigen am freien Ende desselben (siehe Fig. 121 *A*). Diese Organe haben wahrscheinlich die Aufgabe, die Larve in den Stand zu setzen, das Vorbeischwimmen eines Fisches in ihrer Nähe zu bemerken und ihr beim Festheften an demselben zu helfen.

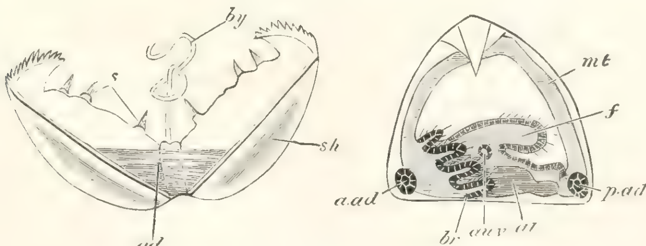


Fig. 121.

A. Glochidium unmittelbar nach dem Ausschlüpfen.

ad. Adductor; *sh.* Schale; *by.* Byssusfaden; *s.* Sinnesorgane.

B. Glochidium nach mehrwöchentlichem Aufenthalt auf dem Fisch.

br. Kiemen; *au.v.* Gehörbläschen; *f.* Fuss; *a.ad.* und *p.ad.* vorderer und hinterer Adductor; *al.* Mesenteron; *mt.* Mantel.

Wenn der Embryo beinah reif ist, so erscheint dicht unter und hinter dem Velum jederseits der Mittellinie eine seichte Grube, welche mit der anderseitigen durch eine mediane Querbrücke verbunden zu sein scheint. Diese Gebilde haben schon mehreren Forschern Verlegenheit bereitet und ihre Bedeutung ist auch heute noch nicht aufgeklärt. Nach RABL ist das mediane Gebilde das etwas zweilappig gewordene Archenteron, das, wie er meint, nicht wirklich mit den seitlichen Gruben zusammenhängt. Die Cilien des Velums legen sich über die letzteren hinweg und lassen ihre Ränder bewimpert erscheinen. RABL hält sie für die Anlage des Nervensystems.

Mit der Ausbildung der Schale, des Mantels und der Sinnesorgane hat die junge Muschel ihre volle Larvenentwicklung durchgemacht und heisst nun **Glochidium** (**Fig. 121** ***A***).

Wenn ein weibliches Thier mit Glochidien in seinen Kiemen in einem Behälter mit Fischen zusammengebracht wird, so stösst es sehr bald (wie ich bei zahlreichen Versuchen beobachtet habe) die Larven aus seinen Kiemen aus, und sobald dies geschehen ist, machen sich die Larven aus der Eihaut frei, heften sich mit ihren Byssusfäden an und hängen nun an denselben, während sie durch Contraction ihres Adductormuskels ihre Schalen beständig schliessen und öffnen. Befinden sich keine Fische in der Nähe der Muschel, so können die Larven lange Zeit in den Kiemen derselben verweilen.

Bevor wir zu dem übergehen, was über die Larvenmetamorphose bekannt ist, möchte ich noch auf einige und meiner Ansicht nach nicht unerhebliche Schwierigkeiten aufmerksam machen, welche sich der Annahme von RABL's Bericht über die Entwicklung in allen Einzelheiten entgegenstellen.

Bei sämmtlichen Gasteropoden liegt der untere oder vegetative Pol des Eies ventral und nicht dorsal, wie es RABL für *Unio* behauptet. Der Blastoporus fällt bei den übrigen Mollusken stets entweder mit Mund oder After zusammen oder er dehnt sich zwischen beiden aus. Die Seite, an welcher der Fuss entsteht, ist die Ventralseite. An der Dorsalseite liegen 1) das Velum in der Nähe des Mundes und 2) die Schalendrüse in der Nähe des Afters. Bei *Anodon* liegt das Velum gerade dorsalwärts vom Munde, dann folgt nach RABL der Blastoporus und in der Gegend des letzteren soll die Schale auftreten. Der Blastoporus hätte somit eine dorsale Lage. Er nimmt aber in der That die sonst der Schalendrüse zukommende Stelle ein und gleicht auch diesem Organ ausserordentlich (das sonst bei *Anodon* und *Unio* gar nicht vertreten wäre). Ohne RABL's Auffassung durchaus für falsch erklären zu wollen, glaube ich doch, dass die angedeuteten Schwierigkeiten auf jeden Fall in seiner Arbeit hätten besprochen werden müssen. Dies erscheint um so nothwendiger, als RABL in seiner Abhandlung über *Lymnaeus* zweifellos den Mund und die Schalendrüse mit einander verwechselt hat.

Ueber die postembryonale Metamorphose von *Glochidium* hat BRAUN (No. 287) Untersuchungen angestellt und ich selbst machte vor einigen Jahren eine Reihe von Beobachtungen über diesen Gegenstand, deren Resultate zumeist mit denen von BRAUN übereinstimmen. Leider aber

war ich nicht im stande, dieselben fortzuführen, bis die junge Muschel ihren Wirth verlässt.

Die freien Glochidien heften sich bald an den Kiemen, Flossen oder anderen Theilen von im gleichen Behälter befindlichen Fischen fest, werden dann von einer Wucherung der Epidermiszellen ihres Wirthes überwachsen und machen nun ihre Metamorphose durch.

Die erste Veränderung besteht in dem Verschwinden des Byssus und des Byssusorgans. Dies geschieht sehr bald und kurz darauf ist auch jede Spur des Velums und der Sinnesorgane verloren gegangen.

Zu derselben Zeit tritt an Stelle der Vorragung, von welcher der Byssusfaden entsprang, und höchst wahrscheinlich aus dieser Vorragung selbst der Fuss hervor in Gestalt eines rundlichen Fortsatzes, der sich rasch vergrössert und bald mit Wimpern bedeckt (Fig. 121 *B*, *f*).

Der einzige Adductormuskel beginnt sehr früh zu atrophiren, aber noch vor seinem völligen Verschwinden entstehen an beiden Enden des Körpers Anlagen, welche etwas später deutlich als vorderer und hinterer Adductormuskel zu erkennen sind (Fig. 121 *B*, *a. ad* und *p. ad*).

Nach der Bildung dieser Theile kommen die Kiemen als solide und anfangs etwas knopfförmige Papillen mit bewimperter Epidermis jederseits des Fusses, aber etwas vor (!) demselben zum Vorschein (Fig. 121 *B*, *br*). Bald darauf erscheinen im Fusse die Gehörbläschen (*au. v*), während dieser selbst zu einem langen zungenförmigen bewimperten, nach hinten vorspringenden Organ wird [1]).

Die Mantellappen verändern sich bedeutend, ja nach Braun sollen sie sich sogar fast ganz von neuem bilden. Die bleibende Schale entsteht (Braun) auf der Rückenfläche der immer noch parasitischen Larve in Form zweier kleiner isolirter Platten. Ich habe die Veränderungen des Darmcanals u. s. w. nicht verfolgt, in einem frühen Stadium aber ist dorsalwärts vom Fusse ein einfacher enterischer Sack zu sehen.

Zu der Zeit, wo die Larve ihren Wirth verlässt, sind bereits alle Organe des erwachsenen Thieres mit Ausnahme der Geschlechtsorgane angelegt.

Die postembryonale Entwicklung der Organe von *Glochidium* ist in der Hauptsache derjenigen anderer Lamellibranchiaten gleich. Diese Thatsache ist von einiger Bedeutung angesichts der Besonderheiten der ersten Entwicklungsstadien.

Das Byssusorgan, die gezahnten Fortsätze der Schale und die Sinnesorgane von *Glochidium* können kaum von den Vorfahren ererbte Rudi-

[1]) Die Lage des Fusses und der Kiemen in der auf Fig. 121 *B* dargestellten Larve wäre normaler, wenn die convexe und nicht die flachere Seite der Schale nach vorn gekehrt wäre. Ich bin Rabl und Flemming in der Bezeichnung des vordern und hinteren Endes des Embryos gefolgt, vermochte aber meine Larven nicht bis zu dem Stadium aufzuziehen, wo das Vorhandensein des Herzens oder eines anderen Organs ihre Auffassung definitiv hätte bestätigen können. Ursprünglich hatte ich die entgegengesetzte Ansicht gehegt, und falls sie im Irrthum sein sollten, würde das sogenannte Velum blos ein circumanales Wimperbüschel darstellen, während auch die Lage der primitiven Mesoblastzellen sowohl wie des Byssus sich besser mit meiner als mit der im Texte auf die Autorität der genannten Beobachter hin angenommenen Ansicht vereinigen lassen würde.

mente sein, sondern müssen sich eigens für die merkwürdige Lebensweise von *Glochidium* ausgebildet haben. Ob der einzige Adductormuskel auch unter diese provisorischen Organe zu rechnen ist, dürfte vielleicht fraglich erscheinen, ich bin jedoch geneigt, auch dieses anzunehmen.

Ist aber der einzige Muskel ein Vorfahrenorgan, so verdient wohl bemerkt zu werden, dass er im Laufe der Entwicklung wieder völlig verschwindet und die beiden Adductoren des fertigen Thieres ganz unabhängig von ihm entstehen.

Allgemeine Bemerkungen über die Charaktere der Molluskenlarven.

Die typische Molluskenlarve ist, wie dies ganz besonders LANKESTER hervorgehoben hat, im wesentlichen der Larve zahlreicher anderer Typen von Wirbellosen und insbesondere der Chaetopoden ähnlich, wenn wir von einigen speciell die Mollusken auszeichnenden Organen absehen.

Sie besitzt einen gekrümmten Darmcanal mit einem Mund an der Ventralseite und einem terminalen oder ventralen After. Der Darmcanal zerfällt in drei Abschnitte: Oesophagus, Magen und Darm. Wir finden einen verschieden entwickelten praeoralen Lappen mit Wimperkranz — dem Velum — und einen perianalen Lappen, häufig mit einem Wimperbüschel (*Paludina* etc.). In allen diesen Charakteren ist sie einer Chaetopodenlarve wesentlich ähnlich. Die beiden charakteristischen Molluskenorgane sind 1) ein Fuss zwischen Mund und After und 2) eine Epiblasteinstülpung auf der Rückenseite am Hinterende des Körpers, welche mit der Bildung der Schale in Zusammenhang steht.

Die Larven der meisten Gasteropoden, Pteropoden und Lamellibranchiaten zeigen keine Eigenthümlichkeiten, die besonderer Erwähnung bedürften; diejenigen der Gymnosomen unter den Pteropoden aber wie die der Scaphopoden, Polyplacophoren und Cephalopoden weisen interessante Züge auf.

Die Larven der Gymnosomen zeichnen sich durch drei transversale, hinter dem Velum gelegene Wimperkränze aus (Fig. 109). Diese Kränze könnten als Andeutungen einer rudimentären Gliederung betrachtet werden, allein diese Ansicht ist, wie schon bemerkt wurde, nicht richtig begründet. Wir haben vielmehr Grund zu der Annahme, dass diese Kränze eigens erst von diesen Larven erworben wurden.

Auf den ersten Blick könnte man auch zwischen den Larven der Gymnosomen und der Scaphopoden eine Aehnlichkeit finden, da letztere gleichfalls mit transversalen Wimperkränzen ausgestattet sind; wie aber schon oben gezeigt wurde, stellen die Kränze der Scaphopoden blos Theile des ausgebreiteten Velarkranzes dar.

Somit sind die Wimperkränze der beiden Larven — dem Aussehen nach so ähnlich — in Wirklichkeit doch Gebilde von ganz

verschiedenem Werth: im einen Fall Theile des Velums, im andern eine besondere Entfaltung von Cilien hinter dem Velum.

Die grösste Eigenthümlichkeit der jugendlichen Scaphopodenlarve ist die enorme Entwicklung des praeoralen Lappens, welche eben für die Wimperkränze Platz schafft. Durch den Besitz eines centralen Wimperbüschels am Vorderende gleicht die Larve der Scaphopoden derjenigen der Lamellibranchiaten u. s. w.

Die Larven der Polyplacophoren stimmen mit denen der Lamellibranchiaten durch ihr vorderes Flagellum und mit denen der Scaphopoden durch die starke Entwicklung ihres praeoralen Lappens überein, zeichnen sich aber unter allen Mollusken durch die quere Gliederung des Mantelfeldes aus.

Der Embryo der Cephalopoden kommt demjenigen der normalen Odontophoren sehr nahe in der Bildung des Mantels und (?) der Schalendrüse, entfernt sich aber anderseits bedeutend davon durch 1) den beinah stets vorhandenen, mehr oder weniger entwickelten äusseren Dottersack, 2) den Mangel eines Velums und 3) den Mangel eines medianen Fusses und den Besitz von Armen.

Der Dottersack wird am passendsten in Zusammenhang mit dem Fuss erörtert werden und wir wenden uns daher gleich zum Velum.

Das Velum ist eines der charakteristischsten embryonalen Anhangsgebilde der Mollusken und sein Fehlen bei den Cephalopoden muss jedenfalls sehr überraschen. Einige Forscher haben die Arme als Vertreter desselben aufgefasst; allein wenn man bedenkt, dass sie ursprünglich an der Hinter- und Ventralseite des Mundes liegen, während das Velum ein Organ ist, das wesentlich an der Dorsalseite des Mundes liegt, so kann man diese Ansicht, wie ich glaube, kaum mehr aufrecht erhalten wollen.

In Betreff des Fusses der Cephalopoden sind verschiedene Ansichten ausgesprochen worden. HUXLEY's Ansicht, die am meisten Anerkennung gefunden hat, ist in folgendem Citat ausgedrückt [1]).

„Was jedoch die Cephalopoden besonders auszeichnet, ist die „Gestaltung des Fusses. Die Ränder dieses Organs gehen nämlich „in acht oder mehr Fortsätze aus, sogenannte „Arme", und seine „vordern seitlichen Theile sind über den Mund hinausgeschoben und „vor demselben verwachsen, so dass dieser anscheinend in den Mittel-„punkt der Fussscheibe zu liegen kommt. Ausserdem verwachsen „zwei musculöse Lappen, welche den Epipodien der Pteropoden und „Kiemengasteropoden entsprechen und sich an den Seiten des Fusses „entwickeln, hinten mit einander und bilden ein mehr oder weniger „vollständig röhrenförmiges Organ — den „Trichter" (Infundi-„bulum)."

GRENACHER spricht sich auf Grund seiner Beobachtungen über die Entwicklung der Cephalopoden lebhaft gegen diese Ansicht aus und behauptet, in dieser Gruppe sei gar kein medianes, mit dem Fuss vergleichbares Gebilde vorhanden, auch die Arme könnten nicht

[1]) *Grundzüge d. Anatomie d. Wirbellosen Thiere* (deutsche Uebers.), S. 457.

als Vertreter des Fusses aufgefasst werden, sondern entsprächen viel wahrscheinlicher dem Velum.

Die Schwierigkeit, über diesen Gegenstand zu einer bestimmten Entscheidung zu gelangen, beruht wesentlich auf dem Vorhandensein des Dottersackes, welcher bei den Cephalopoden so gut wie bei den Wirbelthieren die Ursache beträchtlicher Abänderungen des Entwicklungsganges ist. Der Fuss ist nun seinem Wesen nach eine Hervorragung an der Ventralfläche, zwischen Mund und After. Bei den Gasteropoden ist er gewöhnlich nicht mit Dotter gefüllt, enthält aber einen Hohlraum, der von contractilen Mesoblastzellen durchzogen wird. In dieser Gruppe stellt auch der Blastoporus eine schlitzförmige Oeffnung dar (siehe S. 218), die sich vom Mund bis zum After über die Gegend des Fusses hin ausdehnt und sich zuletzt in der Regel am oralen, manchmal aber auch am analen Ende schliesst. Bei den Cephalopoden jedoch wird die Stelle des Gasteropodenfusses vom äusseren Dottersack eingenommen. Bei normalen Formen schliesst sich der Blastoporus an der Spitze des Dottersackes und zu beiden Seiten des letzteren wachsen die Arme hervor. Diese Betrachtungen scheinen darauf hinzuweisen, dass der normale Gasteropodenfuss beim Cephalopodenembryo durch den Dottersack vertreten wird, der in Folge der gewaltigen Masse des im Ei enthaltenen Nahrungsdotters ganz von solchem erfüllt ist und dadurch ungeheuer aufgetrieben erscheint. Der Verschluss des Blastoporus an der Spitze des Dottersackes und nicht an seiner oralen oder analen Seite ist ein Vorgang, der zufolge der starken Auftreibung dieses Theiles ganz naturgemäss zu erwarten war.

GRENACHER's Larventypus, welchem der äussere Dottersack thatsächlich fehlt, scheint mir diese Ansicht zu unterstützen. Wenn der Leser die Fig. 113 nochmals betrachtet, so wird er zwischen Mund und After eine Vorragung bemerken, die genau dem gewöhnlichen Gasteropodenfuss gleicht und zu deren Seiten die Anlagen der Arme auftreten. Diese Vorragung ist mit Dotter gefüllt und repräsentirt das Rudiment eines äusseren Dottersackes des typischen Cephalopodenembryos. Der Blastoporus kehrt in Folge des geringeren Umfangs des Nahrungsdotters beinah wieder zu seiner normalen Lage an der oralen Seite dieser Vorragung zurück.

Wenn diesen Betrachtungen das Gewicht zukommt, das ich ihnen beilege, so geht daraus hervor, dass der unpaarige Theil des Cephalopodenfusses bisher beim Embryo wegen seiner enormen Auftreibung übersehen worden ist, die er durch die Erfüllung mit Nahrungsdotter erfuhr, ebenso auch wegen des Umstandes, dass beim ausgewachsenen Thiere der mediane Abschnitt des Fusses durch gar nichts vertreten wird. Die Arme sind offenbar, wie HUXLEY will, Fortsätze des Fussrandes.

GRENACHER und HUXLEY stimmen in der Auffassung des Trichters überein, der die verwachsenen Epipodien repräsentire; aber GRENACHER zeigt überdies, dass die vorderen Falten, welche zur Bildung des Trichters beitragen (siehe S. 244), den grossen seitlichen

Epipodien, die hinteren Falten dagegen dem sogenannten hufeisenförmigen Abschnitt des Pteropodenfusses entsprechen.

Entwicklung der Organe.

Das Epiblast. Was die allgemeine Structur des Epiblasts betrifft, so bedarf es darüber keiner weiteren speciellen Bemerkung. Aus ihm geht die gesammte äussere Epidermis und das Epithel der Sinnesorgane hervor. Der merkwürdigste Zug desselben ist ein negativer, dass es nämlich nicht, wenigstens nicht in allen Fällen, dem Nervensystem den Ursprung gibt.

Das Epiblast des Mantels hat die besondere Fähigkeit, die Schale abzusondern, und ebenso besitzt das Integument des Fusses das mehr oder weniger ähnliche Vermögen, das Operculum und bei einigen Lamellibranchiaten einen Byssus zu bilden; andere Theile des Integuments liefern die Radula, Borsten bei *Chiton* und andere ähnliche Gebilde.

Nervensystem. Die Entstehung des Nervensystems der Mollusken ist immer noch in einiges Dunkel gehüllt. Die Mehrzahl der Forscher ist wohl der Meinung, dass die Ganglien der Gasteropoden und Pteropoden aus sich abschnürenden Epiblastverdickungen hervorgingen. Sowohl LANKESTER (No. 239) als FOL (No. 249—251) sind zu diesem Schluss gekommen und RABL hat an Schnitten durch *Planorbis* gezeigt, dass hier zwei laterale Epiblastverdickungen im Velarfelde auftreten, von welchen sich später die oberen Schlundganglien ablösen. Die Beobachtungen über die Fussganglien sind weniger genau, höchst wahrscheinlich entstehen auch sie als Epiblastverdickungen in der Seite des Fusses.

Nach FOL hat das Nervensystem der *Hyaleacea* unter den Pteropoden eine etwas andersartige Entstehung. In der Mitte des Velums tritt ein scheibenförmiges Feld auf, das sich bald fast ganz in zwei Hälften theilt. Aus jeder derselben geht durch Einstülpung ein kleiner Sack hervor. Die Einstülpungsaxen der beiden Säcke schneiden sich unter einem gewissen Winkel über der Oberfläche. Die Höhlungen der Säcke verschwinden, sie selbst schnüren sich von der Oberfläche ab, verschmelzen median mit einander und kommen längs des Oesophagus zu liegen. FOL hat einen ähnlichen Vorgang auch bei *Limax* entdeckt. Der erste Ursprung der Fussganglien wurde zwar nicht genau beobachtet, aber FOL neigt zu der Ansicht, dass sie sich aus dem Mesoblast des Fusses entwickeln.

Einen ganz anderen Standpunkt nimmt BOBRETZKY ein (No. 242), dessen Beobachtungen mit Hilfe von Schnitten angestellt wurden.

Die oberen Schlund- und die Fussganglien entstehen nach diesem Autor als isolirte und unvollständig abgegrenzte locale Zellverdickungen, die augenscheinlich mesoblastischer Abkunft sind. Die beiden Gangliengruppen kommen beinah gleichzeitig und jedenfalls später als die Anlagen der Hör- und Sehorgane zum Vorschein.

Bei den Cephalopoden scheint es kaum einem Zweifel zu unterliegen, dass, wie LANKESTER zuerst zeigte, die verschiedenen Ganglien in einem augenscheinlich mesoblastischen Gewebe entstehen.

Jedenfalls bedarf ihr Ursprung noch sehr der weiteren Aufklärung, sofern nicht BOBRETZKY in seiner russischen Abhandlung Einzelheiten darüber mitgetheilt hat. Es scheint jedoch festzustehen, dass sich jedes Ganglion als selbständige Differenzirung aus dem Mesoblast entwickelt (wenn nicht etwa die Seh- und die Gehirnganglien von Anfang an zusammenhängen)[1]. Die sich entsprechenden Ganglien beider Seiten vereinigen sich erst später und alle Ganglien treten durch ihre verschiedenen Commissuren in Verbindung mit einander. Die Ganglien sind in Fig. 124, 126 und 127 dargestellt.

Bei den Lamellibranchiaten ist die Entwicklung des Nervensystems nicht erforscht worden.

Die beiden Punkte, welche in der Entwicklung des Nervensystems der Mollusken am meisten auffallen, sind 1) die Thatsache, dass es wenigstens bei den Cephalopoden aus offenbar mesoblastischem Gewebe hervorgeht, und 2) die Thatsache, dass die einzelnen Ganglien so häufig ganz unabhängig von einander entstehen, um erst nachträglich ihre Verbindung zu erhalten.

Bezüglich des ersteren Punktes ist zu bemerken, dass die oberen Schlund- und die Fussganglien anfänglich jeweils mit den Seh- und Hörorganen zusammenhängen und dass sich diese Sinnesorgane mindestens in einzelnen Fällen früher entwickeln als die betreffenden Ganglien. Es erscheint daher nicht unmöglich, dass die Ganglien ursprünglich einfach Differenzirungen der Wandungen der Sinnesorgane gewesen sein mögen und ihre scheinbare Abstammung vom Mesoblast demnach vielleicht in Wirklichkeit nur ein Hervorgehen aus Zellen ist, welche ursprünglich den Wandungen dieser Sinnesorgane angehörten. BOBRETZKY's Bemerkungen über *Fusus* stimmen mit dieser Ansicht recht gut überein.

Bei den *Hyaleacea* und anderen Pteropoden, denen die Augen im ausgewachsenen Zustande fehlen, findet FOL, dass das Supraoesophagealganglion aus einem Paar epiblastischer Einstülpungen hervorgeht. Könnten diese Einstülpungen nicht auch die Anlagen der Augen sowohl wie der Ganglien sein? FOL beschreibt allerdings einen ähnlichen Entwicklungsmodus für diese Ganglien bei *Limax*. Es wäre jedenfalls von Interesse, weitere Beobachtungen über diesen Gegenstand zu besitzen. Der selbständige Ursprung der Pedal- und der Supraoesophagealganglien findet seine Parallele bei den Chaetopoden.

Die oberen Schlundganglien scheinen sich stets innerhalb der Region des Velums zu entwickeln. Diese Region entspricht dem praeoralen Lappen der Chaetopodenlarve, an dessen Spitze ebenfalls das obere Schlundganglion entsteht. So bestätigt die Embryologie die Ergebnisse der Vergleichenden Anatomie hinsichtlich der Homologie dieser Ganglien in den beiden Gruppen.

[1] USSOW gibt an, sie entstünden selbständig.

Sehorgane. Ein Auge findet sich bei den meisten Gasteropoden und bei vielen Pteropodenlarven. Obgleich seine Entwicklung noch nicht vollständig erforscht ist, so haben doch BOBRETZKY und andere Forscher mit Bestimmtheit nachgewiesen, dass es als Einstülpung der Epidermis seine Entstehung nimmt, die zuerst einen Becher und später eine geschlossene Blase darstellt. Die hintere Wand der Blase wird zur Retina, die vordere zum inneren Epithel der Cornea. Die äussere Epidermis setzt sich continuirlich über die Aussenfläche der Blase fort.

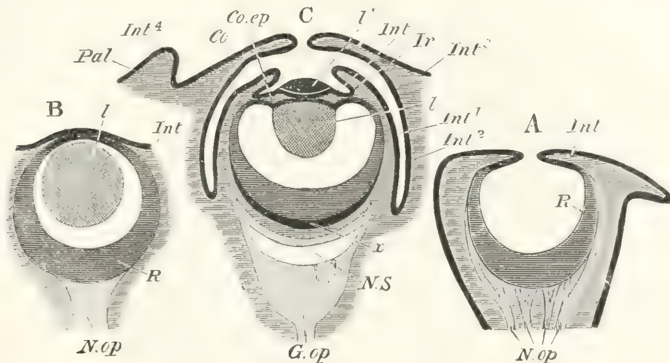


Fig. 122. Drei schematische Durchschnitte durch die Augen von Mollusken. (Nach GRENACHER.)
A. Nautilus. *B.* Gasteropode (*Limax* oder *Helix*). *C.* Dibranchiater Cephalopode.
Pal. Augenlid; *Co.* Cornea; *Co.ep.* Epithel des Ciliarkörpers; *Ir.* Iris; *Int.* Int^1 . . . Int^4. verschiedene Theile des Integuments; *l.* Linse; l^1. äusseres Linsensegment; *R.* Retina; *N.op.* Sehnerv; *G.op.* Ganglion opticum; *x.* Innere Retinaschicht; *N.S.* Nervenschicht der Retina.

Die Linse entsteht im Innern der Blase, wahrscheinlich als Cuticularausscheidung, welche durch die Zufügung concentrischer Schichten an Umfang gewinnt. Zwischen den Zellen der Retina lagert sich Pigment ab. Fig. 122 *B* ist eine schematische Darstellung des Auges eines ausgewachsenen Gasteropoden [1].

Das Auge der Cephalopoden bildet sich, wie zuerst von LANKESTER nachgewiesen wurde, als Grube im Epiblast, in deren Umgebung sich eine Falte erhebt (Fig. 123 *A*), die allmählich über die Mündung der Grube herüberwächst und dieselbe so von der Verbindung mit der Aussenwelt abschliesst (Fig. 123 *B*).

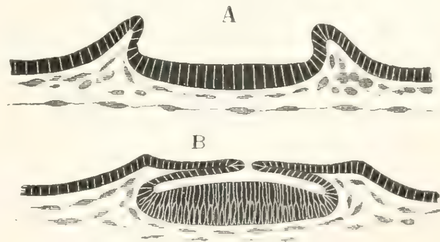


Fig. 123. Zwei Querschnitte durch das sich entwickelnde Auge eines Cephalopoden, um die Bildung der Sehgrube zu veranschaulichen. (Nach LANKESTER.)

[1]) Eine ausführlichere Darstellung dieses Gegenstandes findet der Leser in dem Capitel über: „Die Entwicklung des Auges."

Aus dem den hinteren Abschnitt der Blase auskleidenden Epiblast geht die Retina, aus demjenigen des vorderen Abschnittes der Ciliarkörper und die Ciliarfortsätze hervor. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass der Bau des Auges unmittelbar vor dem Verschluss der oben erwähnten Grube genau dem gleich ist, welcher bei *Nautilus* dauernd besteht (siehe Fig. 122 *A*). Wenn sich die Grube ganz geschlossen hat, so wächst eine Mesoblastschicht zwischen ihre Wandung und das äussere Epiblast hinein.

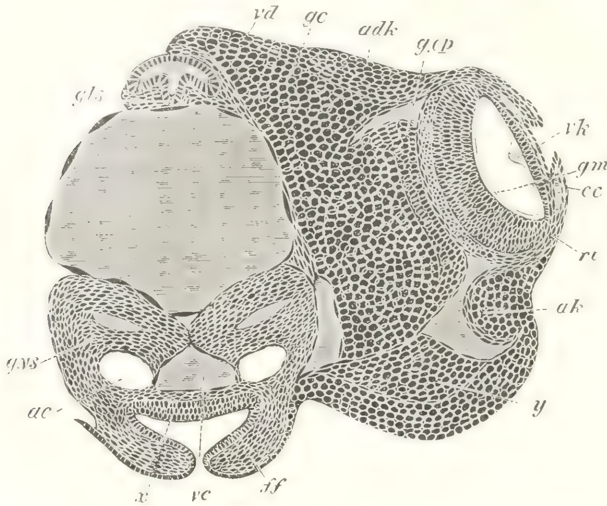


Fig. 124. Querschnitt durch den Kopf eines weiter vorgeschrittenen Embryos von *Loligo*. (Nach BOBRETZKY.)

vd. Oesophagus; *gls.* Speicheldrüse; *g.vs.* Ganglion viscerale; *gc.* Ganglion cerebrale; *g.op.* Ganglion opticum; *adk.* Augenknorpel; *ak.* und *y.* Seitenknorpel oder (?) weisser Körper; *rt.* Retina; *gm.* Membrana limitans; *rk.* Ciliarregion des Auges; *cc.* Iris; *ac.* Gehörsack (das die Gehörsäcke auskleidende Epithel ist nicht dargestellt); *vc.* Vena cava; *ff.* Trichterfalten.

Die Linse geht aus zwei von einander unabhängigen Theilen hervor. Der innere und grössere derselben entsteht als stabähnlicher Fortsatz (Fig. 124) der vorderen Wand der Augenblase, welcher von da gegen ihre Höhlung vorspringt. Er ist ein Cuticulargebilde und daher ohne Zellen. Durch Auflagern einer Reihe concentrischer Schichten erlangt er bald die Form einer Kugel (Fig. 125, *hl*). Dieser Zustand des Auges, wo die Augenblase geschlossen ist und die Linse in dieselbe einspringt, ist bei der Mehrzahl der Gasteropoden dauernd vorhanden (siehe Fig. 122 *B*). Ungefähr zu der Zeit, wo die erste Anlage der Linse erschien, begann auch die Bildung einer aus Epiblast und Mesoblast bestehenden Falte am Rande der Augengrube (Fig. 124, *cc*), woraus ein Gebilde hervorgeht, das beim Erwachsenen als Iris bezeichnet wird. Bald nachher ragt dasselbe weiter vor (Fig. 125, *if*) und zu gleicher Zeit reduciren sich die Zellschichten der Ciliarregion vor dem inneren Linsensegment auf dünne Mem-

branen (Fig. 125 *B*); vor denselben aber entsteht das vordere oder äussere Linsensegment aus einer Cuticularablagerung (Fig. 125 *B*, *vl*). In einer späteren Periode tritt noch eine andere aus Epiblast und Mesoblast bestehende Falte rings um das Auge auf, welche schliesslich die vordere Augenkammer darstellt (Fig. 122 *C*, *Co*). Bei den meisten Formen communicirt diese Kammer durch eine kleine Oeffnung mit der Aussenwelt, allein bei einigen ist sie vollständig abgeschlossen. Aus der Falte selbst geht vorne die Cornea und zu den Seiten die Sclerotica hervor. In noch späterer Zeit kann abermals eine Falte zum Vorschein kommen, welche die Augenlider bildet (Fig. 122 *C*, *Pal*).

Gehörorgane. Ein Paar Gehörsäcke findet sich bei den Larven beinah sämmtlicher Gasteropoden und Pteropoden und in der Regel tritt dasselbe sehr frühzeitig auf. Es liegt im Vordertheil des Fusses und tritt nach der Bildung der Pedalganglien in innige Berührung mit denselben, obwohl es seine Nerven beim ausgewachsenen Thier von den oberen Schlundganglien empfängt.

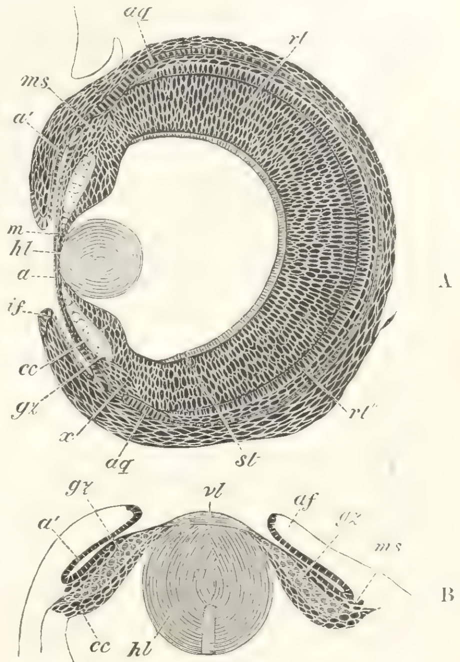


Fig. 125. Schnitte durch das Auge von *Loligo* auf zwei verschiedenen Entwicklungsstufen. (Nach BOBRETZKY.)

hl. Inneres, *vl*. äusseres Linsensegment; *a*. und *a'*. das die vordere Augenkammer auskleidende Epithel; *gz*. grosse, *cc*. kleine Epiblastzellen des Ciliarkörpers; *ms*. Mesoblastschicht zwischen den beiden Epiblastschichten des Ciliarkörpers; *af*. und *if*. Irisfalten; *rt*. Retina; *rt''*. innere Schicht der Retina; *st*. Stäbchenschicht; *aq*. aequatorialer Knorpel.

In einer sehr beträchtlichen Zahl von Fällen hat man sowohl bei Gasteropoden als bei Pteropoden beobachtet, dass die Gehörorgane als Einstülpungen des Epiblasts entstehen, aus denen geschlossene, im Fusse liegende Bläschen hervorgehen, so z. B. bei *Paludina*, *Nassa*, bei den Heteropoden, bei *Limax*, einigen Pteropoden *(Clio)* etc.

Dies ist ohne Zweifel die primitive Entstehungsweise; in anderen Fällen aber, welche jedoch noch der Bestätigung bedürfen, sollen die Säcke aus einer Differenzirung solider Verdickungen der Epidermis oder der darunterliegenden Gewebe hervorgehen.

Die Gehörsäcke sind mit einem Otolithen versehen, der sich nach FOL's Beobachtungen zuerst in der Wandung des Sackes bildete.

Bei den Cephalopoden entstehen die Gehörorgane als Epiblastzellen auf der Hinterfläche des Embryos, die anfänglich weit von einander abstehen (Fig. 113, *ac*). Die Oeffnungen der Gruben verengern sich und schliesslich stellen dieselben kleine, von Epithel ausgekleidete Säcke dar, welche mit der Aussenwelt nur durch enge Canäle in Verbindung stehen, die den *Recessus vestibuli* der Wirbelthiere entsprechen und nach ihrem Entdecker KÖLLIKER'sche Gänge genannt werden. Die äusseren Oeffnungen dieser Gänge kommen ungefähr zu derselben Zeit zum vollständigen Verschluss wie die Schalendrüse und die Gänge selbst bleiben als bewimperte Divertikel der Gehörsäcke bestehen. Diese letzteren, bis dahin weit von ein ander entfernt, nähern sich immer mehr der ventralen Medianlinie und werden unmittelbar von den Visceralganglien umhüllt (Fig. 124, *ac*). Schliesslich kommen sie an der Innenseite des Trichters zu directer Berührung.

Auf der dem KÖLLIKER'schen Gang gegenüberliegenden Seite bildet sich ein Epithelwulst — die *Crista acustica* — deren Zellen einen Otolithen erzeugen, welcher durch körniges Material mit der Crista zusammenhängt. Auf einer späteren Entwicklungsstufe differenziren sich drei Regionen des Epithels des Gehörsackes in eigenthümlicher Weise. Jede derselben wird nämlich mit zwei Reihen von Zellen ausgestattet, die auf ihren freien Rändern zahlreiche sehr kurze Hörhärchen tragen. Die Zellen jeder Reihe sind beinahe rechtwinklig zu denen der benachbarten Reihe gestellt.

Muskelsystem. Das Muskelsystem stammt bei allen Gruppen der Mollusken ausschliesslich vom Mesoblast ab.

Der grössere Theil des Systems nimmt seinen Ursprung aus dem somatischen Mesoblast. Bei fast allen Gasteropoden- und Pteropodenlarven findet sich ein wohlentwickelter Spindelmuskel, welcher den Embryo an der Schale befestigt. Dieser Muskel scheint jedoch den Cephalopoden zu fehlen.

Leibeshöhle und Gefässsystem. Die Leibeshöhle der Gasteropoden und Pteropoden entsteht entweder durch eine vollständige Spaltung des Mesoblasts oder durch das Auftreten von intercellularen Räumen in demselben. Sie zerfällt in zahlreiche Sinus, welche mit dem Gefässsystem in offener Verbindung stehen.

Sehr abweichende Resultate haben die verschiedenen Untersuchungen über die Entwicklung des Herzens bei den Gasteropoden und Pteropoden ergeben.

In den meisten Fällen scheint es jedoch als solide Masse von Mesoblastzellen am Hinterende der Mantelhöhle zu entstehen, um sich erst nachher auszuhöhlen und sich in eine Vorkammer und eine Herzkammer zu scheiden. BOBRETZKY's sorgfältige Beobachtungen haben diesen Entwicklungsmodus wenigstens für *Nassa* vollständig sichergestellt.

Bei den Pteropoden bildet sich das Herz (FOL) dicht neben dem After, aber etwas dorsalwärts davon (Fig. 108, *h*). Das Pericardium entsteht erheblich später als das Herz aus dem Mesoblast.

Eine sehr abweichende Darstellung von der Bildung des Herzens hat BÜTSCHLI für *Paludina* gegeben. Er berichtet, dass auf der linken Seite des Körpers ein ausserordentlich grosser contractiler Sack entstehe. Später nimmt derselbe an Grösse ab und in seiner Mitte erscheint das Herz, wahrscheinlich aus einer Falte seiner Wandung hervorgegangen. Der ursprüngliche Sack scheint sich in das Pericardium umzuwandeln.

Im Zusammenhang mit dem Gefässsystem mögen noch grössere contractile Sinus erwähnt werden, die man häufig in den Larven der Gasteropoden und Pteropoden findet. Einer derselben liegt an der Basis des Fusses, der andere an der Rückenseite innerhalb der Mantelhöhle, unmittelbar unter dem Velum [1]). Der Grad der Differenzirung dieser Sinus wechselt ausserordentlich; bei den einen Formen sind es wirkliche Säcke mit eigentlichen Wandungen, bei anderen blosse Hohlräume, von Muskelbalken durchzogen. Sie finden sich bei der Mehrzahl der marinen Gasteropoden, Heteropoden und Pteropoden. Bei *Limax* ist ein grosser weit zurückverlegter Pedalsinus wohl entwickelt und ein anderer Sinus liegt im Eingeweidesack. Die rhythmische Zusammenziehung des Dottersackes bei den Cephalopoden scheint eine Erscheinung von ähnlicher Natur zu sein wie die Contraction des Fusssinus von *Limax*.

Bei *Calyptraea* (SALENSKY) besteht eine enorme provisorische Kopfauftreibung innerhalb des Velums, welche jedoch nicht contractil zu sein scheint. Aehnliche, obgleich weniger auffallende Kopfblasen findet man bei *Fusus*, *Buccinum* und den meisten marinen Gasteropoden.

Bei den Cephalopoden entsteht das Gefässsystem aus einer Reihe von einander unabhängiger (?) Räume, welche im Mesoblast auftreten; die sie umgebenden Zellen liefern die Wandungen der Gefässe. Die Kiemenherzen entstehen ungefähr zur selben Zeit, wo die Schalendrüse sich schliesst. Das Aortenherz geht aus zwei selbständigen Hälften hervor, welche erst nachträglich mit einander verschmelzen (BOBRETZKY).

Die eigentliche Leibeshöhle entsteht als ein Hohlraum im Mesoblast erst nach der Bildung der Hauptgefässstämme.

Nierenorgane. Bei den Gasteropoden und Pteropoden bestehen provisorische Nieren, welche von zweierlei Art sein können, und eine bleibende Niere.

Die provisorischen Organe bestehen entweder aus 1) einer äusseren paarigen Masse excretorischer Zellen, oder 2) aus einem inneren Organ mit einem Ausführungsgang, dessen äussere Mündung jedoch nicht in allen Fällen mit Sicherheit nachgewiesen worden ist. Die erstere Bildung findet sich besonders bei den marinen Prosobranchiaten (*Nassa* etc.), wo sie von BOBRETZKY genau untersucht wurde. Sie besteht aus einer Masse von Zellen auf jeder Seite des Körpers, dicht neben der Basis des Fusses und nicht weit hinter dem Velum. Diese

[1]) RABL glaubt, dass ein contractiler Dorsalsinus gar nicht existire, sondern das Auftreten von Contractionen daselbst nur auf den Contractionen des Fusses beruhe.

Masse wird sehr gross und unterhalb derselben lässt sich eine continuirliche Epiblastschicht beobachten. Die sie zusammensetzenden Zellen verschmelzen mit einander, ihre Kerne verschwinden und zahlreiche Vacuolen mit Concretionen in ihrem Innern treten darin auf. In einem späteren Stadium vereinigen sich sämmtliche Vacuolen und stellen einen mit brauner körniger Masse erfüllten Hohlraum dar.

Das provisorische innere Nierenorgan findet sich bei vielen pulmonaten Gasteropoden — *Lymnaeus*, *Planorbis* etc. Es besteht aus einer paarigen V-förmigen Röhre mit einem Pedal- und einem Kopfschenkel. Der erstere entbehrt jedenfalls einer äusseren Oeffnung, die Endigung des letzteren aber ist noch zweifelhaft.

Dieses Organ besteht nach Bütschli's Beschreibung (No. 244) bei den Süsswasserpulmonaten (*Lymnaeus*, *Planorbis*) aus einem runden, dicht hinter dem Kopfe liegenden Sack, welcher durch eine lang ausgezogene und reichlich bewimperte Röhre in der Nähe des Auges nach aussen mündet. Eine zweite kürzere Röhre geht von dem Sack gegen den Fuss hin ab, scheint aber blind zu endigen. Die den Sack auskleidenden Zellen enthalten Concretionen und im Lumen desselben liegt eine aussergewöhnlich grosse Zelle, welche auf der dem Auge zugewendeten Seite daran befestigt ist. Bei *Lymnaeus* kommt dieses Organ zugleich mit provisorischen Nieren vom Typus derjenigen der marinen Prosobranchiaten vor.

Eine etwas abweichende Beschreibung vom Bau und der Entwicklung dieses Organs hat kürzlich Rabl für *Planorbis* gegeben (No. 268). Hier besteht es jederseits aus einer V-förmigen Röhre, deren beide Schenkel sich in die Leibeshöhle öffnen. Der eine Schenkel wendet sich gegen das Velum, der andere gegen den Fuss. Das Ganze entwickelt sich aus den Mesoblastzellen des vorderen Abschnittes des Mesoblaststreifens. Die grossen Mesoblasten auf jeder Seite (siehe p. 219) wachsen in zwei Fortsätze aus, die beiden Schenkel der späteren Niere. Das Lumen der Zellen setzt sich in beide Schenkel fort, während Ausläufer der beiden Schenkel des V durch Aushöhlung der centralen Theile der angrenzenden Mesoblastzellen entstehen.

Bei *Limax*embryonen fand Gegenbaur ein Paar langgestreckte verzweigte provisorische Nierensäcke, deren Wandungen Concretionen enthielten. Diese Säcke sind mit nach vorn gerichteten Ausführgängen versehen, welche sich an der Dorsalseite des Mundes öffnen. Es ist dies wahrscheinlich ein Organ von ähnlicher Natur wie die provisorischen Nieren der übrigen Pulmonaten.

Bleibende Nieren. Nach der Darstellung des neuesten Beobachters (Rabl, No. 268), dessen Bericht durch die abgebildeten Querschnitte bestätigt wird, entwickelt sich das bleibende Nierenorgan der Gasteropoden aus einer Masse von Mesoblastzellen dicht neben dem Ende des Darmcanals. Es wendet sich dasselbe erst etwas nach der linken Seite, um sich dann zu verlängern, hohl zu werden und sich am Epiblast zur linken Seite des Afters zu befestigen (Fig. 108, *r*). Nach der Ausbildung des Herzens öffnet sich das innere Ende in das Peri-

cardium und wird mit Wimpern ausgekleidet; der mittlere Theil wird körnig und in den ihn auskleidenden Zellen treten Concremente auf; der terminale Abschnitt bildet den Ausführgang.

Frühere Beobachter leiteten dieses Organ gewöhnlich vom Epiblast ab; nach Rabl kommt dies nur daher, dass dieselben erst ein späteres Entwicklungsstadium untersucht haben.

Bei den Cephalopoden sind die excretorischen Säcke oder das Bojanus'sche Organ augenscheinlich Differenzirungen des Mesoblasts[1]). In einem frühen Stadium umgibt ein Theil ihrer Wandungen die Kiemenvenen. Aus diesem Abschnitt scheint sich dann der eigentlich drüsige Theil des Organs zu bilden. Das die Innenwand jedes Sackes darstellende Epithel ist im Anfang ein ausgesprochenes Cylinderepithel.

Die Entwicklung des Bojanus'schen Organs bei den Lamellibranchiaten ist von Lankester studirt worden. Er findet, dass es als paarige Einstülpung des Epiblasts unmittelbar ventral vom After entsteht.

Geschlechtsdrüsen. Die Geschlechtsdrüsen der Mollusken scheinen sich gewöhnlich erst in der auf das Larvenstadium folgenden Periode zu entwickeln; jedoch sind unsere Kenntnisse über diesen Gegenstand noch ausserordentlich dürftig.

Fol glaubt für die Pteropoden nachgewiesen zu haben, dass die Zwitterdrüse aus zwei von einander unabhängigen Bildungen hervorgehe, von denen die eine (der Hodentheil) epiblastischen, die andere (der Ovarialtheil) hypoblastischen Ursprungs sei.

Diese Ansicht von Fol scheint mir jedoch lange nicht genügend durch Thatsachen gestützt zu sein, als dass sie für jetzt annehmbar wäre.

Die Geschlechtsdrüsen der Cephalopoden sind allem Anschein nach einfache Differenzirungen des Mesoblasts. Sie stehen anfänglich in sehr innigem Zusammenhang mit dem Aortenherzen (Fig. 127, *kd*), lösen sich aber bald vollständig davon ab.

Darmcanal. Die Bildung des Archenterons und das Verhältniss seiner Ausmündung zum bleibenden Mund und After ist bereits geschildert worden und bedarf keiner weiteren Erläuterung. Der Gegenstand des vorliegenden Abschnitts wird sich am besten in drei Abtheilungen für jede Gruppe behandeln lassen, nämlich 1) das Mesenteron, 2) das Stomodaeum und 3) das Proktodaeum.

Das Mesenteron der Gasteropoden und Pteropoden. Dasselbe stellt wie bereits erwähnt einen einfachen Sack dar, welcher jedoch wegen des Vorhandenseins von Nahrungsdotter anfänglich eines Lumens entbehren kann. Aus dem vordern Abschnitt dieses Sackes gehen der Magen und die Leber, aus dem hintern der Darm hervor. Dieser letztere differenzirt sich zuert als solcher und bildet ein enges Rohr, welches die vordere Erweiterung mit dem After verbindet. In der Zwischenzeit machen die Zellen eines grossen Theils des vorderen

[1]) Ich schliesse dies aus Bobretzky's Abbildungen.

Abschnitts des Mesenterons eigenthümliche Veränderungen durch. Sie nehmen an Umfang zu und in jeder derselben kommt eine Ablagerung von Nährmaterial zum Vorschein, das jedenfalls in vielen Fällen von der Resorption des Eiweisses herstammt, in welchem der Embryo flottirt. Die Zellen der Rückenseite jedoch, welche an die Oesophaguseinstülpung angrenzen, und sämmtliche Zellen der Bauchseite bleiben dabei unverändert. Auf diese Weise entsteht hinter dem Oesophagus ein vorderer und ein ventraler Abschnitt, welche vollständig von kleinen Zellen umgrenzt werden und den eigentlichen Magen bilden. Der hinter und über dem Magen liegende Abschnitt wird von den grossen ernährenden Zellen ausgekleidet und stellt die Leber dar. Er öffnet sich an der Vereinigungsstelle des Magens mit dem Darm in den ersteren, während der letztere sich in späteren Stadien etwas nach vorne und rechts wendet. Noch später verzweigt sich der Leberabschnitt, der eiweissige Inhalt seiner Zellen wird durch eine farbige Aussonderung ersetzt und das Ganze wandelt sich definitiv in die Leber um. Der Magen ist gewöhnlich reich mit Wimpern ausgestattet.

Die verschiedenen Modificationen des oben geschilderten Entwicklungsganges des Darmcanals müssen auf den störenden Einfluss des Nahrungsdotters zurückgeführt werden. Wo die Hypoblastzellen von Anfang an sehr gross sind, sich aber auf normale Weise eingestülpt haben, da erscheint die Wandung der Lebergegend des Darmcanals von Nahrungsdotter gewaltig angeschwollen, wie z. B. bei *Natica*. In anderen Fällen, bei gewissen Pteropoden (Fol, No. 249), wo das Hypoblast noch umfänglicher ist, wandelt sich ein Theil der Archenteronwandung in einen zweilappigen, in die Pylorusregion ausmündenden Sack um, in dessen Wänden sich eine grosse Menge Nährmaterial aufhäuft, das allmählich in den übrigen Darmcanal übergeht und daselbst verdaut wird. Der zweilappige Nährsack, wie ihn Fol nennt, wird schliesslich vollständig resorbirt, während die Leber in einigen, wenn nicht in allen Fällen als neue Ausstülpung aus seinem Ausführgang hervorwächst.

Die Bildung des bleibenden Darmcanals in dem Falle, wo das Hypoblast so gross ist, dass keine eigentliche archenterische Höhlung mehr besteht, ist besonders von Bobretzky (No. 242) untersucht worden.

Bei einer Species von *Fusus* setzt sich das Hypoblast, wenn es vom Epiblast umschlossen ist, blos aus vier Zellen zusammen. Der Blastoporus bleibt in der oralen Gegend dauernd geöffnet und der Oesophagus wächst in Form eines Walles rings um denselben herum. Der protoplasmatische Theil der vier Hypoblastzellen sieht gegen die Oesophagusöffnung und aus jenen sprossen kleine Zellen hervor, welche am Blastoporus mit dem Epiblast des Oesophagus in unmittelbare Berührung treten. Aus diesen Zellen gehen hinten der Dotter und vorn der Sack hervor, welcher zum Magen und zur Leber wird und gegen die vier primitiven Dotterzellen hin stets offen bleibt. Die Zellen seines hintern Abschnittes werden immer grösser und stellen den Leberblindsack dar, welcher den linken und hinteren Theil des Eingeweidesackes einnimmt, wobei er die

Dotterzellen nach rechts hinüberdrängt. Die den Leberblindsack auskleidenden Zellen erlangen pyramidenförmige Gestalt und jede derselben erfüllt sich mit einer eigenthümlichen eiweissigen Masse. Die der Oeffnung des Oesophagus benachbarten Zellen dagegen bleiben klein, werden bewimpert und bilden den Magen. Sie grenzen sich jedoch nicht scharf gegen die Zellen des Lebersackes ab. Die Dotterzellen bleiben auf der rechten Seite des Körpers während des ganzen Larvenlebens erkennbar und ihr Nährmaterial wird nur ganz allmählich zur Ernährung des Embryos aufgebraucht.

Eine Modification dieses Entwicklungsmodus, wo das Nahrungsmaterial noch umfänglicher und der Blastoporus geschlossen ist, findet sich bei *Nassa*; dieselbe wurde schon oben beschrieben (siehe S. 225).

Das Stomodaeum. In den meisten Fällen entsteht das Stomodaeum als einfache Epiblasteinstülpung, die sich in das Mesenteron öffnet. Bleibt der Blastoporus in der Mundregion dauernd offen, so bildet sich das Stomodaeum als epiblastischer Wall rings um seine Oeffnung. Jedenfalls aber gehen der Mund und der Oesophagus daraus hervor. In einer späteren Periode entwickeln sich in der Mundregion des Stomodaeums die Radula in einer besonderen ventralen Grube und die Speicheldrüsen, — die letzteren als einfache Ausstülpungen.

Der Oesophagus ist in der Regel mit Wimpern bekleidet.

Das Proktodaeum. Mit Ausnahme der Fälle, wo der Blastoporus als bleibender After fortbesteht *(Paludina)*, wird das Proktodaeum immer erst nach dem Munde gebildet. Seiner Entwicklung geht gewöhnlich das Auftreten zweier vorragender Epiblastzellen voraus, stets aber entsteht es als sehr flache Epiblasteinstülpung, welche keinem Theil des eigentlichen Darmcanals den Ursprung gibt.

Bei den Cephalopoden setzt sich der Darmcanal wie bei den übrigen kopftragenden Mollusken aus drei Abschnitten zusammen, 1) einem Stomodaeum, aus einer Epiblasteinstülpung hervorgegangen, welche den Mund, das Speiserohr und die Speicheldrüsen liefert; 2) einem Proktodaeum, das eine ausserordentlich kleine Epiblasteinstülpung darstellt, und 3) einem Mesenteron, das von eigentlichem Hypoblast ausgekleidet wird und den Hapttheil des Darmcanals, nämlich den Magen, das Darmrohr, die Leber und den Tintensack bildet[1]).

Das Mesenteron. Dasselbe wird auf der Oberfläche zuerst als kleiner Höcker an der Hinterseite des Mantels zwischen den Anlagen der beiden Kiemen sichtbar (Fig. 111 *B*, *an*). Innerhalb desselben tritt dann, wie Lankester zuerst zeigte, eine Höhlung auf.

Diese Höhlung öffnet sich wie bei den Gasteropoden gegen den Dottersack und wird vom Dotter selbst nur durch die bereits erwähnte Dottermembran getrennt. Anfänglich wird sie von indifferenten Zellen der unteren Blastodermschicht gebildet, welche jedoch bald säulenförmig werden und eine besondere Hypoblastschicht dar-

[1]) Die folgende Beschreibung bezieht sich speciell auf *Loligo*.

stellen (Fig. 126, *pdh*). Zwischen Hypo- und Epiblast befindet sich eine deutlich abgegrenzte Schicht von Mesoblast. Indem sich der mesenterische Hohlraum weiter ausdehnt, stossen seine Wandungen an das Epiblast und an der Berührungsstelle der beiden Schichten senkt sich das Epiblast ein wenig ein. An dieser Stelle wird, aber erst in verhältnissmässig viel späterer Zeit, der After gebildet (Fig. 127, *an*).

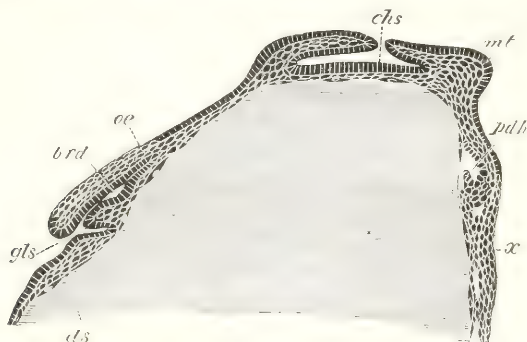


Fig. 126. Verticaler Längsschnitt durch ein Ei von *Loligo* in dem Stadium wo sich die mesenterische Höhle zu bilden anfängt. (Nach BOBRETZKY.)
gls. Speicheldrüse; *brd.* Zungenscheide; *oe.* Oesophagus; *ds.* Dottersack; *chs.* Schalendrüse; *mt.* Mantel; *pdh.* Mesenteron; *x.* Epiblastverdickung zwischen den Trichterfalten.

An der Bauchseite des primitiven Mesenterons kommt sehr früh ein Auswuchs zum Vorschein, welcher zum Tintensack wird (Fig. 127, *bi*).

Die mesenterische Höhle, immer noch gegen den Dotter hin geöffnet, dehnt sich allmählich in dorsaler Richtung über den Dottersack aus, bleibt aber ventral noch eine geraume Zeit vollständig offen, vom eigentlichen Dotter nur durch die Dotterhaut getrennt. Frühe schon sprosst aus den Wandungen des Mesenterons ein Paar Leberdivertikel hervor.

Mit der Vergrösserung der mesenterischen Höhlung erweitert sie sich zugleich an ihrem distalen Ende zu einer Kammer, aus welcher der Magen hervorgehen soll (Fig. 127, *mg*). Ungefähr zu dieser Zeit bricht der After durch. Kurz nachher trifft das Mesenteron auf den Oesophagus und öffnet sich in denselben am dorsalen Ende des Dottersackes, aber inzwischen hat sich auch das Hypoblast rings um die ganze innere Höhlung herum ausgebreitet und dieselbe vom Dotter abgeschnitten. Während dieser ganzen Periode verhält sich die Dotterhaut vollständig passiv und nimmt keinerlei Antheil an der Bildung der Wandungen des Darmcanals.

Das Stomodaeum. Dasselbe tritt als Epiblasteinstülpung an der Vorderseite des Blastoderms auf, noch bevor eine Spur vom Mesenteron vorhanden ist. Es senkt sich rasch tiefer hinein und bald nach der Bildung der mesenterischen Höhle entsteht an der dem Dottersack aufliegenden Seite seiner Wandung ein Auswuchs, welcher zur Bil-

dung der Speicheldrüsen führt (Fig. 126 u. 127, *gls*). Unmittelbar hinter der Ausmündungsstelle der Speicheldrüsen tritt am Boden des Stomodaeums eine Anschwellung auf, welche zum Odontophor wird, und dahinter bildet eine Tasche der Wandung die Radulascheide (Fig. 126 u. 127, *brd*). Hinter dieser wieder setzt sich der Oesophagus als sehr enges Rohr dorsalwärts fort, um sich schliesslich in den Magen zu öffnen (Fig. 127).

Der Endabschnitt der Speicheldrüsenanlage theilt sich in zwei Aeste, die ein jeder zahlreiche Divertikel aussenden, welche die bleibende Drüse darstellen. Der grössere Theil des ursprünglichen Auswuchses bleibt als unpaariger Ausführgang der beiden Drüsen bestehen[1]).

Bei der von GRENACHER beobachteten Larve ging das vordere Paar von Speicheldrüsen aus selbständigen seitlichen Auswüchsen des Bodens der Mundhöhle, dicht vor der Oeffnung der hinteren Speicheldrüsen hervor.

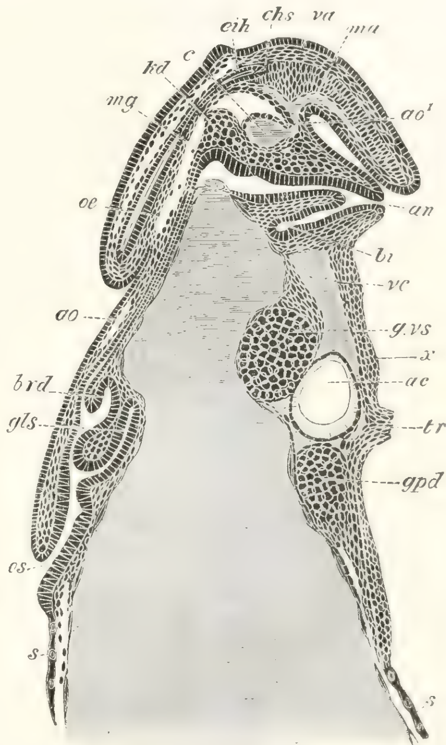


Fig. 127. Längsschnitt durch einen weiterentwickelten Embryo von *Loligo*. (Nach BOBRETZKY.)
os. Mund; *gls.* Speicheldrüsen; *brd.* Radulascheide; *ao.* Aorta anterior; *ao¹.* Aorta posterior; *va.* Zweig der Aorta posterior zum Schalensack; *ma.* Zweig der Aorta posterior zum Mantel; *c.* Aortenherz; *oe.* Oesophagus; *mg.* Magen; *an.* After; *bi.* Tintenbeutel; *kd.* Keimgewebe; *eih.* Schalensack; *vc.* Vena cava; *g.vs.* Visceralganglion; *gpd.* Fussganglion; *ac.* Gehörsack; *tr.* Trichter.

Der Dottersack der Cephalopoden. Der Dotter wird, wie bereits geschildert wurde, frühe schon vollständig von einer aus abgeplatteten Zellen gebildeten Membran umhüllt, welche einen eigentlichen Dottersack darstellt. Derselbe zerfällt bei den hauptsächlich typischen Formen der Cephalopoden in einen äusseren und einen inneren Abschnitt, von denen der erstere wahrscheinlich eine besondere Differenzirung des medianen Theils des Fusses der übrigen kopftragenden Mollusken bildet (siehe S. 262). Zu keiner Zeit communicirt der Dottersack mit dem Darm-

[1]) Bei *Loligo* ist nur ein Paar Speicheldrüsen vorhanden.

canal. Anfänglich sind die beiden Abschnitte des Dottersackes auch noch nicht durch eine Einschnürung von einander geschieden. In der zweiten Hälfte des Embryonallebens erleidet der Zustand des Dottersackes beträchtliche Veränderungen. Der innere Abschnitt nimmt auf Kosten des äusseren bedeutend an Umfang zu und der letztere verkleinert sich sehr rasch und schnürt sich vom ersteren ab, so dass er nur durch einen engen Dottergang mit ihm verbunden bleibt.

Der innere Dottersack scheidet sich sodann in drei Abtheilungen: eine erweiterte Abtheilung im Kopf, eine enge im Hals und eine ungeheuer entwickelte in der Mantelregion. Der letztere Abschnitt namentlich wächst auf Kosten des äusseren Dottersackes. An seinem dorsalen Ende entsendet er zwei Lappen, welche sich um den unteren Theil des Oesophagus herumlegen und ihn ganz umfassen. Der Uebergang des Dotters aus dem äusseren in den inneren Dottersack wird wahrscheinlich vorzugsweise durch Zusammenziehungen des ersteren bewirkt.

Der äussere Dottersack ist nicht mit Gefässen ausgestattet und demgemäss kann die Aufsaugung seines Inhalts zur Ernährung des Embryos wahrscheinlich nur im inneren Dottersack vor sich gehen. Die auffallendste Eigenthümlichkeit des Dottersackes der Cephalopoden liegt aber wohl darin, dass derselbe gerade auf der entgegengesetzten Seite des Darmcanals liegt als die Dotterzellen, welche bei manchen Gasteropoden, wie *Nassa* und *Fusus*, einen rudimentären Dottersack darstellen. Bei diesen Formen hat der Dottersack anfänglich eine dorsale Lage und wird erst nachträglich durch die Vergrösserung der Leber auf die rechte Seite gedrängt. Bei den Cephalopoden dagegen liegt er auf der Bauchseite des Körpers.

Was uns über die Entwicklung des Darmcanals bei den Polyplacophoren bekannt ist, wurde schon oben erwähnt.

Bei den Lamellibranchiaten (Lankester, Nr. 239) wächst das Mesenteron frühe in zwei seitliche Lappen aus, welche die Leber bilden, während aus dem dazwischenliegenden Abschnitt der Magen hervorgeht.

Bei *Pisidium* entsteht der Darm aus dem ursprünglichen bei der Invagination gebildeten Stiel, welcher dauernd am Epiblast befestigt bleibt. Das Stomodaeum entwickelt sich aus der gewöhnlichen Epiblasteinstülpung und wird zum Mund und Oesophagus. Die Entwicklung des Krystallstils und seines Sackes scheint nicht näher bekannt zu sein. Beim ausgewachsenen Thiere öffnet sich der letztere in einen Abschnitt des Darmcanals, welcher dem Mesenteron anzugehören scheint. Sollte jedoch die Entwicklungsgeschichte zeigen, dass diese Gebilde eigentlich vom Stomodaeum abstammen, so wären dieselben als Rudimente des Organs aufzufassen, das bei den kopftragenden Mollusken das Odontophor (die „Zunge") und dessen Scheide darstellt — eine Auffasung, welche von grossem phylogenetischem Interesse sein würde.

LITERATUR.

Mollusken im allgemeinen.

238) T. H. Huxley. „On the Morphol. of the Cephal. Mollusca." *Philos. Trans.* 1853.

239) E. R. Lankester. „On the developmental history of the Mollusca." *Philos. Trans.* 1875.

240) H. G. Bronn u. W. Keferstein. *Die Klassen und Ordnungen des Thierreichs.* Vol. III. 1862—1866.

Gasteropoden und Pteropoden.

241) J. Alder u. A. Hancock. „Devel. of Nudibr." *Ann. and Magaz. Nat. Hist.* Vol. XII. 1843.

242) N. Bobretzky. „Studien über die embryonale Entwicklung der Gasteropoden." *Archiv f. mikr. Anat.* Vol. XIII.

243) W. K. Brooks. „Preliminary Observations on the Development of Marine Gasteropods." *Chesapeake Zoological Laboratory*, Session of 1878. Baltimore 1879.

244) O. Bütschli. „Entwicklungsgeschichtl. Beiträge *(Paludina vivipara).*" *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXIX. 1877.

245) W. Carpenter. „On the devel. of the embr. of *Purpura lapillus.*" *Trans. Microsc. Soc.* 2d series, Vol. III. 1855.

246) W. Carpenter. „On the devel. of the *Purpura.*" *Ann. and Mag. of Nat. Hist.* 2d series. Vol. XX. 1857.

247) E. Claparède. „Anatomie u. Entwickl. d. *Neritina fluviatilis.*" *Müller's Archiv.* 1857.

248) H. Eisig. „Beitr. z. Anat. u. Entwickl. d. Geschlechtsorg. von *Lymnaeus.*" *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XIX. 1869.

249) H. Fol. „Sur le développement des Ptéropodes." *Archives de Zool. expérim. et générale.* Vol. IV. 1875.

250) H. Fol. „Sur le developp. des Gastéropodes pulmonés." *Compt. rend.*, 1875, p. 523—526.

251) H. Fol. „Sur le developp. des Hétéropodes." *Archiv. de Zool. expérim. et générale.* Vol. V. 1876.

252) C. Gegenbaur. „Beitr. z. Entwicklungsgesch. d. Landgasteropoden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. III. 1851.

253) C. Gegenbaur. *Untersuch. über Pteropoden u. Heteropoden.* Leipzig 1855.

254) H. von Ihering. „Entwicklungsgesch. von *Helix.*" *Jenaische Zeitschrift* Vol. IX. 1875.

255) W. Keferstein u. E. Ehlers. „Beobacht. über d. Entwickel. v. *Aeolis peregr.*" *Zool. Beitr.*, 1861.

256) J. Koren u. D. C. Danielssen. „Bemärk. til Mollusk Udvikling." *Nyt. Mag. f. Naturvidensk.* Vol. V. 1847; *Isis*, p. 202. 1848.

257) J. Koren u. D. C. Danielssen. *Bidrag til Pectinibr. Udvikl.* Bergen, 1851. (supplement, 1852). *Ann. a. Mag. Nat. Hist.* 1857.

258) A. Krohn. „Beobacht. aus d. Entwickl. d. Pteropoden u. Heteropoden." *Müller's Archiv* 1856 u. 1857.

259) A. Krohn. *Beitr. zur Entwickl. d. Pteropoden u. Heterop.* Leipzig 1860.

260) H. de Lacaze Duthiers. „Mém. sur l'anat. et l'embryog. des Vermets." 2me partie. *Ann. sc. nat.* 4e sér. T. XIII. 1860.

261) P. Langerhans. „Zur Entwickl. d. Gasterop. Opisthobr." *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXIII. 1873.

262) E. R. Lankester. „On the development of the Pond-Snail." *Quart. J. of Micr. Sc.* Vol. XIV. 1874.

263) E. R. Lankester. „On the coincidence of the blastopore and anus in *Paludina vivipara.*" *Quart. J. of. Micr. Sc.*, Vol. XVI. 1876.

264) F. Leydig. „Ueber *Paludina vivipara.*" *Zeitschr. f. w. Zool.* Vol. II. 1850.

265) J. Müller. *Ueber Synapta dig. und über die Erzeug. von Schnecken in Holoth.* 1852.

266) J. Müller. „Bemerk. aus der Entwickl. der Pteropoden.“ *Monatsber. Berl. Akad.* 1857.

267) C. Rabl. „Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten.“ *Jenaische Zeitschr.* Vol. IX. 1875.

268) C. Rabl. „Ueber d. Entwickl. d. Tellerschnecke *(Planorbis).*“ *Morph. Jahrb.* Vol. V. 1879.

269) W. Salensky. „Beitr. zur Entwickl. d. Prosobr.“ *Zeitschr. f. w. Zool.* Vol. XXII. 1872.

270) O. Schmidt. „Ueber Entwickl. von *Limax agrestis.*“ *Müller's Archiv*, 1851.

271) Max S. Schultze. „Ueber d. Entwickl. des *Tergipes lacinulatus.*“ *Arch. f. Naturgesch.* Jahrg. XV. 1849.

272) E. Selenka. „Entwickl. von *Tergipes claviger.*“ *Niederl. Arch. f. Zool.* Vol. I. 1871.

273) E. Selenka. „Die Anlage der Keimbl. bei *Purpura lapillus.*“ *Niederl. Archiv f. Zool.* Vol. I. 1872.

274) C. Semper. „Entwickl. d. *Ampullaria polita* etc.“ *Naturk. Verhandl. Utrechts Genootsch.* 1862.

275) An. Stecker. „Furchung u. Keimblätterbildung bei *Calyptraea.*“ *Morph. Jahrb.* Vol. II. 1876.

276) A. Stuart. „Ueber d. Entwickl. einiger Opisthobr.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XV. 1865.

277) N. A. Warneck. „Ueb. d. Bild. u. Entwickl. d. Embryos bei Gasterop.“ *Bulletin Soc. natural. de Moscou.* T. XXIII. 1850.

Cephalopoden.

278) P. J. van Beneden. „Recherches sur l'Embryogénie des Sépioles.“ *Nouv. Mém. Acad. Roy. de Bruxelles.* Vol. XIV. 1841.

279) N. Bobretzky. „Beobacht. üb. d. Entwickl. d. Cephalop.“ (Russisch.) *Nachrichten d. kaiserl. Gesellsch. d. Freunde d. Naturwiss. Anthropolog. Ethnogr. bei d. Univ. Moskau.*

280) H. Grenacher. „Zur Entwicklungsgesch. d. Cephalopod.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XXIV. 8174.

281) A. Kölliker. *Entwicklungsgesch. d. Cephalopoden.* Zürich, 1844.

282) E. R. Lankester. „Observat. on the development of the Cephalopoda.“ *Quart. J. of Micr. Science.* Vol. XV. 1875.

283) E. Metschnikoff. „Le développem. des Sépioles.“ *Arch. d. Sc. phys. et nat.* Vol. XXX. Genève, 1867.

Polyplacophoren.

284) A. Kowalevsky. „Ueber die Entwickl. der Chitonen.“ *Zool. Anzeiger*, Nr. 37, 1879.

285) S. L. Lovén. „Om utvecklingen hos slägtet Chiton.“ *Stockholm öfversigt.* XII. 1855. [Siehe auch *Ann. and Mag. of Nat. Hist.* Vol. XVII. 1856, u. *Archiv f. Naturgeschichte*, 1856.]

Scaphopoden.

286) H. Lacaze Duthiers. „Dével. du Dentale.“ *Ann. des Sc. Nat.* Series IV. Vol. VII. 1857.

Lamellibranchiaten.

287) M. Braun. „Postembryonale Entwickl. d. Süsswasser-Muscheln.“ *Zool. Garten.*

288) C. G. Carus. „Neue Untersuchungen über d. Entwickl. unserer Flussmuschel.“ *Verh. Leop. Car. Akad.* Vol. XVI. 1832.

289) W. FLEMMING. „Studien in d. Entwicklungsgesch. d. Najaden." *Sitz. d. k. Akad. Wiss. Wien.* Vol. LXXI. 1875.

290) F. LEYDIG. „Ueber *Cyclas cornea.*" *Müller's Archiv*, 1855.

291) S. L. LOVÉN. „Bidrag til Känned. om Utveckl. af Moll. Acephala Lamellibr." *Vetensk. Akad. Handl.*, 1848. [Siehe auch *Archiv f. Naturgesch.* 1849.]

292) C. RABL. „Ueber d. Entwicklungsgesch. d. Malermuschel." *Jenaische Zeitschr.* Vol. X. 1876.

293) W. SALENSKY. „Bemerkungen über HAECKEL's Gastraea-Theorie *(Ostrea).*" *Arch. f. Naturgesch.*, 1874.

294) O. SCHMIDT. „Ueber die Entwickl. von *Cyclas calyculata.*" *Müller's Archiv*, 1854.

295) O. SCHMIDT. „Zur Entwickl. d. Najaden." *Wien. Sitzungsber. math.-nat. Cl.* Vol. XIX. 1856.

296) P. STEPANOFF. „Ueber d. Gechlechtsorgane u. d. Entwickl. von *Cyclas.*" *Arch. f. Naturgesch.* 1865.

297) H. LACAZE DUTHIERS. „Développ. d. branchies d. Mollusques Acéphales." *Ann. Sc. Nat.* Ser. IV. Vol. V. 1856.

—— ——

X. CAPITEL.

BRYOZOEN[1].

ENTOPROCTA.

Die Entwicklung der Larven von *Pedicellina* ist uns durch die Untersuchungen von HATSCHEK (No. 299) weit vollständiger bekannt geworden als diejenige von *Loxosoma*, jedoch weicht sie, wie es scheint, nur in gewissen Einzelheiten davon ab. Bei diesen beiden überhaupt bekannten Gattungen der Entoprocta verläuft die Furchung vollständig oder nahezu regulär, obgleich HATSCHEK bei *Pedicellina* eine geringe Verschiedenheit zwischen den beiden ersten Furchungskugeln entdeckt zu haben glaubt, welche nach seiner Ansicht den animalen und den vegetativen Pol des Embryos darstellen. Die Furchung von *Pedicellina*, auf welche Form sich die folgende Beschreibung ausschliesslich bezieht, führt zur Bildung einer einschichtigen, mit kleiner Furchungshöhle versehenen Blastosphaere, an welcher sich der animale Pol in Folge des geringeren Umfangs der Zellen an demselben leicht vom vegetativen Pol unterscheiden lässt.

Die Hypoblastzellen des vegetativen[2]) Pols stülpen sich auf normale Weise ein (Fig. 128 *A*) und der Blastoporus verengert sich zu

[1]) Die in diesem Capitel angenommene Classification der Bryozoen ergibt sich aus der folgenden Uebersicht:

I. ENTOPROCTA.
II. ECTOPROCTA.
1. Gymnolaemata { a. Chilostomata. b. Ctenostomata. c. Cyclostomata.
2. Phylactolaemata.
3. Podostomata *(Rhabdopleura)*.

[2]) Die folgende Schilderung der Gastrula ist HATSCHEK entnommen. Nach SALENSKY findet sich keine Furchungshöhle und das Hypoblast scheint sich durch Delamination oder Epibolie zu bilden. BARROIS findet bei *Loxosoma* sowohl wie bei *Pedicellina* eine Gastrula, führt aber nichts Näheres darüber an. ULJANIN fand bei *Pedicellina* eine Furchungshöhle und SCHMIDT scheint bei *Loxosoma* ein Gastrulastadium beobachtet zu haben. Keine dieser Darstellungen lässt sich jedoch hinsichtlich der Reichhaltigkeit an Detailangaben mit derjenigen von HATSCHEK vergleichen.

einem schmalen Spalt mit von vorn nach hinten gehender Richtung, d. h. parallel zu der beim fertigen Thiere den Mund mit dem After verbindenden Linie. Am hinteren Ende des Blastoporus liegen zwei auffallend grössere Zellen (Fig. 128 *B*, *me*), je eine zu jeder Seite der Medianlinie. Aus ihnen geht das Mesoblast hervor. Nach Beendigung der Invagination sind die Mesoblastzellen völlig vom Epiblast bedeckt (Fig. 128 *C*, *me*). Sodann verschliesst sich der Blastoporus, aber an der Stelle, die er einnahm, verdickt sich das Epiblast, um die Anlage des Vestibulums oder Vorhofs zu bilden, welcher auf diesem Stadium eine Scheibe darstellt, die sich durch eine seichte Furche vom übrigen Körper abgrenzt.

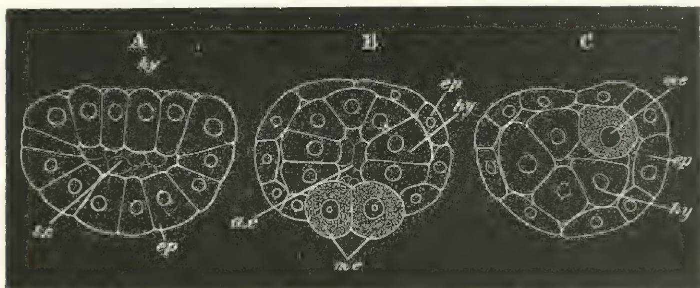


Fig. 128. Drei Entwicklungsstadien von *Pedicellina echinata*. (Nach HATSCHEK. *sc*. Furchungshöhle; *ae*. Archenteron; *ep*. Epiblast; *me*. Mesoblast; *hy*. Hypoblast.
A. Beginn des Gastrulastadiums, optischer Durchschnitt von der Seite.
B. Nur wenig späteres Stadium, optischer Querschnitt von oben. Die zwei primitiven Mesoblastzellen sind aufgetreten.
C. Späteres Stadium nach Verschluss des Blastoporus, optischer Querschnitt von der Seite.

Am Vorderende dieser Scheibe bildet sich eine Einstülpung, um den Oesophagus zu liefern (Fig. 129 *A*, *oe*), und nicht lange nachher tritt eine andere Einstülpung dahinter auf, aus welcher das Rectum hervorgeht (Fig. 129 *B*, *an.i*). Die Mundscheibe und der Oesophagus

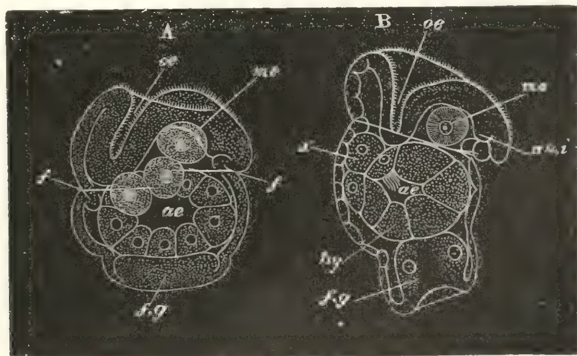


Fig. 129. Zwei Entwicklungsstadien von *Pedicellina*. (Nach HATSCHEK.)
oe. Oesophagus; *ae*. Archenteron; *an.i*. Analeinstülpung; *f*. Epiblastfalte; *f.g*. bewimperte Scheibe; *.* problematischer, vom Hypoblast stammender Körper (wahrscheinlich eine Knospe).

sind reichlich mit Wimpern bekleidet. Zuerst vereinigt sich der Oesophagus und später auch das Rectum mit dem Archenteron (Fig. 130), dessen Wandung sich bald in einen Magen und Darm differenzirt, während auf der Oberseite des ersteren die Leberzellen deutlich bemerkbar werden (Fig. 130).

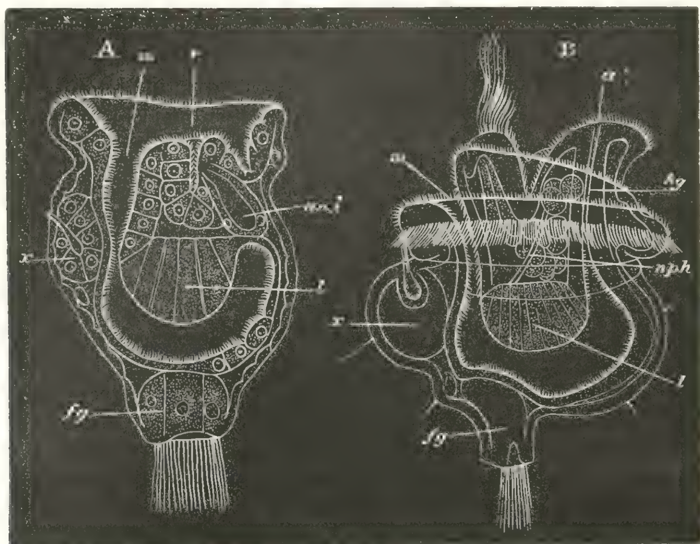


Fig. 130. Zwei Entwicklungsstadien von *Pedicellina*. (Nach HATSCHEK.)
v. Vestibulum; *m.* Mund; *l.* Leber; *hg.* Enddarm; *a.* After; *an.i.* Analeinstulpung; *nph.* Nierenausführgang; *fg.* Wimperscheibe; *x.* Rückenorgan (wahrscheinlich eine Knospe).

Während der Ausbildung des Darmcanals vollzieht sich eine Reihe wichtiger Veränderungen. Die Scheibe, auf welcher die Mund- und Afteröffnung liegen, verwandelt sich in einen eigentlichen Vorhof. Aus seinem Boden erhebt sich zwischen Mund und After eine ansehnliche Vorragung mit einem Wimperbüschel (Fig. 130 *B*), welche auch beim fertigen Thiere fortbesteht.

Diese Vorragung ist vielleicht das Homologon des Epistoms der Phylactolaemata und des scheibenförmigen Organs von *Rhabdopleura*, das LANKESTER mit dem Fuss der Mollusken verglichen hat[1]).

Kurze Zeit nach dem ersten Auftreten des Vestibulums erscheint am entgegengesetzten Ende der Larve eine Epiblastverdickung, welche sich bald einstülpt und eine vorstülpbare Vertiefung darstellt (Fig. 129 *A* und *B*, *f.g.*). Am Rande derselben kommt ein Ring steifer Cilien zum Vorschein (Fig. 130, *f.g.*). Dieses Organ ist höchst wahrscheinlich der Cementdrüse aequivalent, welche KOWALEVSKY am ausgewachsenen *Loxosoma* beschrieben hat. Ich werde dasselbe als Wimperscheibe bezeichnen.

[1]) LANKESTER, „Remarks on the Affinities of Rhabdopleura." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIV. 1874.

Die Epiblastzellen scheiden sehr frühe eine Cuticula aus.

Die beiden Mesoblastzellen vermehren sich bald durch Theilung und nehmen den Raum zwischen Darmcanal und Leibeswand ein. Sie scheiden sich jedoch nicht in ein splanchnisches und ein somatisches Blatt, sondern liefern nur das interstitielle Bindegewebe und die Musculatur. Aus dem Mesoblast geht ferner nach HATSCHEK ein Paar bewimperte excretorische Canäle hervor, welche in dem Raume zwischen Mund und After liegen (Fig. 130 *B*, *nph*). Die Entstehung des Nervensystems ist noch nicht beobachtet worden.

Auf einer verhältnissmässig späten Entwicklungsstufe bildet sich am Rande des Vestibulums ein Ring langer Cilien aus (Fig. 130 *B*, *m*).

Auf der Rückenseite des Oesophagus (dem Ganglion des Erwachsenen gegenüber) kommt ein merkwürdiges Organ zum Vorschein, das aus einer ovalen Zellmasse besteht, welche sich an der Spitze einer kleinen bewimperten Papille mit dem Epiblast verbindet (Fig. 130 *A* und *B*, *x*). Wir werden dasselbe als Rückenorgan bezeichnen. Nach HATSCHEK entsteht es als solider Auswuchs der Hypoblastwandungen des Mesenterons, kurz bevor sich dieses mit dem Oesophagus verbindet (Fig. 129 *B*, *x*). Die dasselbe zusammensetzenden Zellen gruppiren sich dann in Form eines Sackes, welcher an der Rückenseite eine äussere Oeffnung erhält (Fig. 130 *A*, *x*). In einem späteren Stadium verschwindet jedoch das Lumen des Sackes, aber an der Verbindungsstelle des Organs mit dem Epiblast entsteht eine von Wimperzellen ausgekleidete Grube, welche in Form einer Papille ausgestülpt werden kann. Das Organ selbst umgibt sich mit einer Zellschicht, welche HATSCHEK für mesoblastischen Ursprungs hält. Ein ziemlich ähnliches Organ hat sich beim Embryo von *Loxosoma* gefunden (VOGT, No. 302 und BARROIS, No. 298). Hier ist es jedoch paarig und stellt eine Art Scheibe dar, welche mit den beiden Augenflecken in Zusammenhang steht.

HATSCHEK hat hinsichtlich des Rückenorgans die sehr plausible Vermuthung aufgestellt, dass dasselbe eine rudimentäre Knospe sei und dass der Hypoblastsack, den es enthält, dem Hypoblast des aus der Knospe sich entwickelnden jungen Polypiden den Ursprung gebe. Obgleich diese Vermuthung in Folge des Mangels von Beobachtungen über die Festheftung der Larve noch keine directe Bestätigung gefunden hat, so sprechen doch die sonstigen Verhältnisse der Rückenorgane bei *Pedicellina* einer- und bei *Loxosoma* anderseits wesentlich zu Gunsten von HATSCHEK's Ansicht über ihre Natur. Beide Formen vermehren sich im ausgewachsenen Zustande durch Knospung: bei *Pedicellina* nun findet sich eine Reihe von Knospen, welche nach einander an der Rückenseite des Stammes auftreten und dem einfachen Rückenorgan des Embryos entsprechen, während bei *Loxosoma* eine doppelte Reihe von Knospen, rechts und links, zur Ausbildung kommt, entsprechend der paarigen Anlage seines Rückenorgans.

Was die Festsetzung des Embryos betrifft, so ist darüber so gut wie Nichts bekannt; die wenigen vorhandenen Beobachtungen rühren von

BARROIS her. Aus denselben geht mit Wahrscheinlichkeit hervor, dass sich die Larve wie bei den übrigen Bryozoen nicht direct in die fertige Form umwandelt, sondern nach ihrer Festsetzung eine Metamorphose durchmacht, in deren Verlauf ihre Organe sich allmählich rückbilden. Ich wage sogar anzunehmen, dass die ganze freischwimmende Larve atrophirt und nur das Rückenorgan allein sich zur festsitzenden Form entwickelt [1]).

Obgleich die Veränderungen, die während der Knospung ablaufen, nicht in den Bereich dieses Werkes fallen, so mag doch angeführt werden, dass HATSCHEK an diesem Process die Entwicklung des Nervensystems und der Geschlechtsorgane zu beobachten im stande war. Das Nervensystem entsteht in Gestalt einer unpaarigen Verdickung des epiblastischen Bodens des Vestibulums, zwischen Mund und After. Wenn sich das Ganglion vom Epiblast abschnürt, enthält es eine centrale Höhlung, welche jedoch später verschwindet.

Die Geschlechtsorgane treten in Form eines Paares von besonders grossen Mesoblastzellen in dem Raume zwischen dem Magen und dem Boden des Vestibulums auf. Diese beiden Zellen, die von einer Schicht abgeplatteter Mesoblastzellen umgeben werden, theilen sich später und bilden zwei Massen. In einer noch späteren Periode zerfällt jede Masse in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt, von denen der vordere in das Ovarium, der hintere in den Hoden übergeht. Die Aehnlichkeit dieser Entwicklungsweise der Geschlechtsorgane mit der von BÜTSCHLI bei *Sagitta* beobachteten, welche im Folgenden beschrieben werden soll, ist sehr auffallend.

ECTOPROCTA.

Obgleich die Embryologie der Ectoprocta von einer ansehnlichen Zahl der angesehensten Naturforscher unsers Jahrhunderts bearbeitet worden ist, so bedürfen doch noch viele Punkte derselben gar sehr einer weiteren Aufklärung. Der eigentliche Bau des Embryos war schon von GRANT, DALYELL und Anderen richtig aufgefasst worden, allein erst nachdem HUXLEY das Vorhandensein von Eierstock und Hoden zugleich nachgewiesen, wurde der geschlechtliche Ursprung der Embryonen in den Ovizellen zur feststehenden wissenschaftlichen Thatsache. Die neueste Abhandlung von BARROIS (No. 298), obgleich sie über ausgedehnte Untersuchungen Bericht erstattet und einen wesentlichen Fortschritt in unserem Wissen bezeichnet, lässt doch noch eine grosse Anzahl von Fragen in Betreff der ersten Entwicklung sowohl wie der Larvenmetamorphose in sehr ungenügendem Zustand zurück.

Es lassen sich vier Larvenformen unterscheiden:

1) Eine Form, die mit geringen Abänderungen allen Gattungen der Chilostomata (mit Ausnahme von *Membranipora* und *Flustrella*) und der Ctenostomata gemeinsam ist.

[1]) Meine Ansicht über die Metamorphose, welche während der Anheftung der Larve vor sich geht, bedingt allerdings die Voraussetzung, dass bei *Loxosoma*, über dessen Befestigung wir absolut gar Nichts wissen, entsprechend der doppelten Anlage des Rückenorgans unmittelbar zwei Knospen zur Ausbildung kommen.

2) Eine zweischalige Larve von *Membranipora*, unter dem Namen *Cyphonautes* bekannt, deren eigentliche Natur zuerst durch SCHNEIDER (No. 322) erkannt wurde, und die nahe damit verwandte Larve von *Flustrella*.

3) Die typische Cyclostomenlarve, deren erste genaue Beschreibung wir BARROIS verdanken (No. 298).

4) Die Larve der Gymnolaemata.

Chilostomata und Ctenostomata. Als Beispiel des ersten Larventypus mag am passendsten *Alcyonidium mytili*, eine zu den Ctenostomen gehörige Form, ausgewählt werden, da dieselbe durch BARROIS genauer bearbeitet worden ist als vielleicht irgend eine andere. Die Furchung beginnt auf die gewöhnliche Weise mit dem Auftreten zweier verticaler Furchen, auf welche eine horizontale folgt, wodurch das Ei in acht gleiche Kugeln getheilt wird. Auf dieses Stadium folgt nach BARROIS eines mit sechzehn Segmenten, das merkwürdigerweise durch das gleichzeitige Auftreten zweier verticaler Furchen eingeleitet wird, welche beide einer der ursprünglichen verticalen Furchen parallel sind, so dass die Furchungskugeln auf diesem Stadium in zwei Schichten von je acht Stück angeordnet erscheinen. Im nächsten Stadium findet die Furchung längs zweier neuer verticaler Ebenen statt, welche denen des letzten Stadiums ähnlich sind, aber rechtwinklig dazu und demnach parallel mit der zweiten der beiden primitiven verticalen Furchen verlaufen. Am Ende dieses Stadiums liegen zweiunddreissig Zellen in zwei Schichten von je sechzehn angeordnet da und von oben betrachtet zeigt jede dieser Schichten ein regelmässig symmetrisches Muster. Bis zu dem Stadium mit sechzehn Zellen bleiben die beiden durch die erste aequatoriale Furchungsebene geschiedenen Eipole einander gleich; im nächsten Stadium aber greift eine eigenthümliche Veränderung im Charakter der Zellen an den beiden Polen Platz. Am einen Pole, den wir den oralen nennen können, werden nämlich die vier centralen Zellen viel grösser als die zwölf peripherischen Zellen.

Ueber den zunächst folgenden Stadien schwebt noch grosse Dunkelheit und BARROIS selbst hat dieselben in seiner Abhandlung (No. 298) und in einem späteren Nachtrag (No. 307)[1]) sehr verschieden beschrieben. Im letzteren gibt er an, dass die vier grossen Zellen der oralen Seite durch Theilung und Vermehrung der zwölf peripherischen Zellen völlig eingeschlossen würden. Auf diese Weise gelangen sie ins Innere des Eies, wo sie sich in eine centrale Dottermasse — das Hypoblast — und eine peripherische Mesoblastschicht scheiden.

Die acht peripherischen Zellen des aboralen Poles theilen sich in verticaler Richtung, und da sich die acht centralen Zellen der Quere nach theilen, so dass sie an der aboralen Oberfläche eine Vorragung bilden, so stellen jene nun einen transversalen Ring grosser Zellen rings um das Ei dar, welche sich mit Wimpern bedecken und das

[1]) Dieser Nachtrag (No. 307) bezieht sich zwar in erster Linie auf die Veränderungen der Chilostomenlarven, allein die Aehnlichkeit der Larven der Ctenostomen mit den ersteren lässt es thatsächlich als ausgemacht erscheinen, dass die Verbesserungen für die eine Gruppe ebenso gut Geltung haben wie für die andere.

Hauptwimperband des Embryos darstellen, das dem Wimperband am Rande des Vestibulums der Entoproctenlarve entspricht. Dadurch zerfällt der Embryo in einen aboralen und einen oralen Abschnitt. Aus dem centralen Theil der aboralen Vorragung geht ein Gebilde hervor, das ich als Wimperscheibe bezeichnen werde. Wahrscheinlich entspricht es nämlich der Wimperscheibe der Entoprocten. Darauf entsteht an der oralen Fläche eine Einstülpung, welche zu einem nach aussen sich öffnenden Sack wird (Fig. 131, *st*). Diesen hielt Barrois anfänglich für den Magen, später aber zog er vor, ihn einfach als „inneren Sack" zu bezeichnen. Meiner Ansicht nach ist es wahrscheinlich das Stomodaeum. In der Zwischenzeit hat sich der Embryo seitlich abgeplattet und es kommt an einer Stelle, welche ich das vordere Ende der Mundscheibe nenne, ein Gebilde zum Vorschein (Fig. 131, *m*), das wahrscheinlich dem Rückenorgan der Larve von *Pedicellina* homolog ist und denselben Namen tragen mag. Barrois hielt es ursprünglich für den Pharynx [1]).



Fig. 131. Freischwimmende Larve von *Alcyonidium mytili*. (Nach Barrois.) *m* (?) Rückenorgan; *st*. Stomodaeum (?); *s*. Wimperscheibe.

Nachdem die Larve nun alle wesentlicheren Theile bekommen, welche sie nöthig hat, gelangt sie ins Freie. Sie ist in Fig. 131 mit nach oben gewendeter Oralfläche dargestellt. Sie besitzt zwei Wimperringe, einen rings um den Rand der Wimperscheibe und einen zweiten mit grösseren Cilien auf dem Ring der oben beschriebenen grossen Zellen. Dieser Ring ragt etwas hervor und zwar ist sein vorspringender Rand gegen die Wimperscheibe gerichtet. Das Rückenorgan (*m*?) liegt an der oralen Fläche auf dem Boden einer länglichen Grube, vor welcher sich ein Büschel langer Cilien oder Geisseln befindet. Zwei lange Geisseln haben sich auch am hinteren Ende der Oralfläche entwickelt und ebenso erscheinen zwei Paare (ein vorderes und ein hinteres) von Augenflecken. Nahe dem Hinterende derselben Fläche bemerkt man einen mit *st* bezeichneten Körper, welcher den „inneren Sack" darstellt. Wenn es richtig ist, diesen für das Stomo-

[1]) Die im Texte gegebene Darstellung der Larve muss im wesentlichen nur als ein Versuch zur Erklärung aufgefasst werden. Die freien Larven sind sehr undurchsichtig und fast jeder der zahlreichen Forscher, welche darüber gearbeitet haben, ist bezüglich der physiologischen Bedeutung der einzelnen Theile zu abweichenden Resultaten gelangt.

daeum zu halten, so erscheint es wahrscheinlich, dass sich dieses niemals mit dem eingestülpten Hypoblast vereinigt, dass demnach der Darmcanal der Larve dauernd auf unvollkommenem Entwicklungszustand verbleibt.

Repiachoff (No. 318) hat sorgfältige Beobachtungen über die erste Entwicklung von *Tendra* angestellt, welche in manchen Punkten mit den von Barrois in seiner zweiten Arbeit erreichten Resultaten übereinstimmen. Jedoch wurden dieselben leider nicht bis zur vollen Ausbildung der Larve fortgesetzt.

Das Ei theilt sich auf normale Weise in zwei und dann in vier gleiche Segmente. Diese zerfallen sodann durch eine aequatoriale Furche in vier dorsale und vier ventrale Segmente, von denen die ersteren den aboralen Pol darstellen und das Epiblast bilden, die letzteren den oralen Pol liefern. Die Stadien mit sechzehn und zweiunddreissig Zellen scheinen auf gleiche Weise zu entstehen wie bei *Alcyonidium* — allein zwischen den beiden Zellschichten, welche den oralen und den aboralen Pol bilden, erscheint schon auf dem Stadium mit sechzehn Segmenten eine wohl ausgebildete Furchungshöhle. Auf dem Stadium mit zweiunddreissig Zellen theilen sich die vier mittleren Zellen der oralen Seite, welche grösser sind als die übrigen, in zwei Lagen, so dass sie eine in die Furchungshöhle einspringende Vorragung darstellen. Durch das Auftreten eines Lumens in dieser Vorragung wird dieselbe zum Archenteron, das durch einen in der Mitte der oralen Fläche gelegenen Blastoporus mit der Aussenwelt communicirt. Später aber verschliesst sich der Blastoporus.

Der archenterische Sack von Repiachoff ist offenbar dasselbe Gebilde wie Barrois' vier eingestülpte Zellen an der oralen Fläche; leider ist aber ihr weiteres Schicksal von Repiachoff nicht erforscht worden.

Die freigewordene Larve schwimmt einige Zeit herum und setzt sich dann fest, um nun eine Metamorphose zu erleiden, deren Verlauf jedoch im einzelnen noch sehr unvollkommen bekannt ist.

Nach den neuesten Mittheilungen von Barrois [1]) findet die Festsetzung mit der oralen Fläche statt. Die Wimperscheibe, welche bei der freien Larve eine Art von gegen das aborale Ende gerichtetem Becher darstellte, stülpt sich gegen die orale Fläche hin in sich selbst zurück, um nachher der Degeneration anheimzufallen und eine ernährende oder Dottermasse zu liefern. Die Haut der Larve erzeugt nach diesen Vorgängen die Ectocyste oder „Zelle" des späteren Polypids. Dieser selbst aber scheint, zum mindesten theilweise, aus dem sog. Rückenorgan hervorzugehen [2]).

[1]) Barrois selbst huldigte in seiner ersten Abhandlung der entgegengesetzten Ansicht und andere Beobachter haben sich derselben angeschlossen.

[2]) Die Angaben über diesen Punkt lauten so ungenügend und einander widersprechend, dass ich es nicht für nöthig halte, dieselben hier überhaupt anzuführen; selbst die neuesten Mittheilungen von Barrois, welche das gerade Gegentheil von seiner früheren Darstellung ergeben, können wohl kaum befriedigend genannt werden.

Die erste erkennbare Anlage des Polypids kommt als ein weisser Körper zum Vorschein, der sich allmählich zum Darmcanal und zum Lophophor entwickelt. Während dieses Vorgangs nimmt die Ectocyste rasch an Umfang zu, der Dotter in ihrem Innern löst sich von der Wand ab und nimmt seine Lage in der Leibeshöhle des künftigen Polypids gewöhnlich hinter dem sich entwickelnden Darmcanal ein. Nach NITSCHE (No. 316) sitzt er an einem protoplasmatischen Strange (Funiculus) fest, welcher den Magengrund mit der Zellenwandung verbindet. Wahrscheinlich (NITSCHE etc.) wird er einfach als Nährmaterial aufgebraucht, nach BARROIS aber soll er sich auch in Muskeln, besonders in die Retractoren umwandeln.

Gehen wir von der bereits bei Gelegenheit der Entoprocta ausgesprochenen Hypothese aus, so wäre also die eben beschriebene Metamorphose als ein Knospungsvorgang aufzufassen, welcher vom Zerfall der ursprünglichen Larve begleitet würde.

Diese Ansicht über die Natur der postembryonalen Metamorphose ist offenbar auch diejenige von CLAPARÈDE und SALENSKY, welche noch durch des Ersteren Aeusserung gestützt wird, dass die Bildung des ersten Polypids derjenigen der späteren Knospen „aufs Haar gleiche". Jedoch scheint die Knospung insofern eine gewisse Besonderheit zu bieten, als die ganze Larvenhaut unmittelbar in die Knospe übergeht, während aus der rudimentären Knospe der Larve nur das Lophophor und der Darmcanal des festsitzenden Polypids gebildet werden.

Flustrella und Cyphonautes. In der nächsten Gruppe von Larvenformen ist *Cyphonautes* der am besten bekannte Typus. Die Larven dieser Gruppe scheinen auf den ersten Blick wenig mit den bisher beschriebenen Formen gemein zu haben. Die Untersuchungen von BARROIS (No. 298) und METSCHNIKOFF (No. 314) (ganz besonders aber die des ersteren über die frühesten Stadien von *Flustrella hispida*, deren Larve in ihrer Form dem *Cyphonautes* sehr ähnlich ist, ohne aber einen so complicirten Bau zu besitzen) haben jedoch eine hinlänglich sichere Grundlage für die allgemeine Vergleichung von *Cyphonautes* mit anderen Ectoproctenlarven geschaffen.

Die Furchung und die ersten Stadien des Embryos von *Flustrella* gleichen vollständig denen von *Alcyonidium*. Es bildet sich ein vorspringender Ring von grossen Zellen, welcher die Larve in einen oralen und einen aboralen Abschnitt sondert. Der erstere wird jedoch bald im Vergleich zum letzteren sehr klein und flacht sich in verticaler Richtung ab, so dass er beinah in eine Ebene mit dem Ring grosser Zellen zu liegen kommt. Im nächsten Stadium ist die Abflachung vollständig geworden und der Ring grosser Zellen umgürtet nun blos noch, gleich dem Vestibulum der Entoprocten, eine flache orale Scheibe. Die aborale Seite ist kuppelförmig gestaltet und stellt den grössten Theil des Embryos dar.

Im nächsten Stadium entsteht eine kleine Scheibe — die Wimperscheibe — in der Mitte der aboralen Kuppel. Die Larve wird seitlich comprimirt. Der Ring grosser Zellen, welche nun den Rand des

Vestibulums bilden, hat sich wie bei der Larve von *Pedicellina* mit Wimpern bedeckt, welche vor dem Rückenorgan besonders lang sind.

In dem darauffolgenden Stadium nimmt die Wimperscheibe (Fig. 132, *s*) an Grösse ab, bekleidet sich aber mit einem Ring von Cilien am Rande und einem Wimperbüschel in der Mitte. Der wesentlichste Unterschied zwischen dieser Larve und der von *Alcyonidium* beruht also nur auf der geringen Grösse der Wimperscheibe und der oralen Lage des Wimperringes bei der ersteren. Zwischen beiden Larvenformen gibt es aber Uebergangstypen.

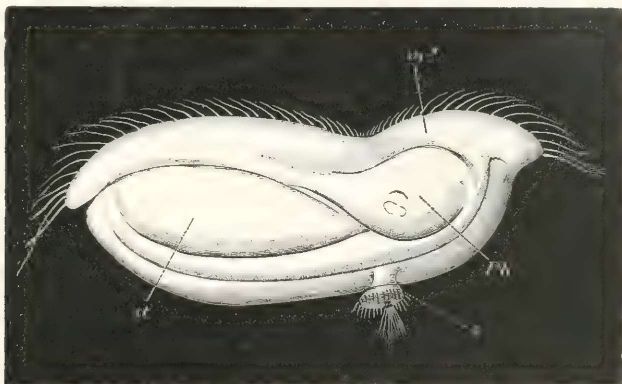


Fig. 132. Larve von *Flustrella hispida* auf einem vorgerückten Stadium. (Nach Barrois.)
m (?) Grube über dem Rückenorgan *Ph*; *st*. Stomodaeum (?); *s*. Wimperscheibe am aboralen Ende des Körpers.

Dieses Stadium geht dem Freiwerden der Larve unmittelbar voraus. Die freie Larve kennzeichnet sich gegenüber derjenigen in der Ovizelle hauptsächlich durch den Besitz einer als Cuticulargebilde entstandenen Schale, welche aus zwei den beiden Seiten des Embryos aufliegenden Klappen besteht. Die aborale Wimperscheibe ist noch kleiner geworden, verliert ihre Cilien und wird von den beiden Schalenklappen eingeschlossen.

Die postembryonale Metamorphose schlägt, so viel bekannt ist, so ziemlich den bereits für die Larve von *Alcyonidium* beschriebenen Verlauf ein.

Cyphonautes (Fig. 133) ist zu gewissen Jahreszeiten eines der häufigsten Vorkommnisse im Netz beim Fischen an der Oberfläche. Er wurde zuerst von Ehrenberg beschrieben, die wichtige Entdeckung aber, dass er die Larve von *Membranipora* (die häufigste Art *C. compressus* gehört zu *Memb. pilosa*), einer Gattung der chilostomen Bryozoen ist, wurde von Schneider gemacht (No. 322). Die jüngeren Stadien der Larve sind zwar nicht untersucht worden, allein durch Vergleichung mit der zuletzt beschriebenen Larve lassen sich die allgemeinen Beziehungen der einzelnen Theile leicht ermitteln. Die Larve zeigt eine dreieckige Form mit aboraler Spitze, welche dem

höchsten Punkt der Kuppel bei der Larve von *Flustrella* entspricht, und mit oraler Basis. Sie wird von einer zweiklappigen Schale umschlossen, deren beide Theile längs beider Seiten sich berühren, längs der Basis aber getrennt sind. An der Spitze jedoch bleibt zwischen beiden Klappen eine Oeffnung, durch welche eine Wimperscheibe (Fig. 133, *f.g*) von gleicher Beschaffenheit und Bedeutung wie die der vorhergehenden Larve hervorgestreckt werden kann.

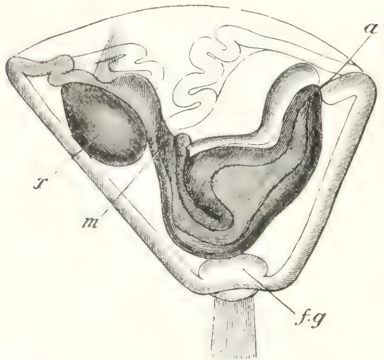


Fig. 133. Cyphonautes (Larve von *Membranipora*). (Nach HATSCHEK.)
m. Mund; *a'*. After; *f.g*. Wimperscheibe; *x*. räthselhafter Körper (wahrscheinlich eine Knospe).

Die orale Seite wird von einem mehrfach ausgebuchteten bewimperten Rande umgürtet, welcher sich um das vordere und hintere Ende der oralen Scheibe herum fortsetzt. Er ist ohne Zweifel dem Wimperring anderer Larven homolog. Auf der oralen Fläche liegen zwei Oeffnungen, beide von einem besonderen Lappen des Wimperringes umgeben. Die grössere derselben führt in eine Vertiefung, die man als Vorhof bezeichnen kann und die an der Hinterseite der oralen Fläche ihre Lage hat. Die kleinere, auf der Vorderseite gelegen, führt in einen Hohlraum, der augenscheinlich (HATSCHEK) der rudimentären Knospe oder dem Rückenorgan anderer Larven entspricht. Der tiefere Abschnitt des Vestibulums geht in den Mund (*m*) und Oesophagus über; der letztere setzt sich bis zur Spitze der Larve fort, biegt sich dann auf sich selbst zurück, erweitert sich zum Magen und steigt parallel mit dem Oesophagus als Rectum wieder empor, um am Hinterende des Vestibulums durch den After (*a'*) auszumünden. Ein merkwürdiges paariges Organ liegt jederseits fast gerade über dem Magen. Seine Natur ist noch ziemlich unaufgeklärt. Es wurde von CLAPARÈDE (No. 309) für ein musculöses Gebilde gehalten, was jedoch, wie SCHNEIDER zeigte, sicherlich ein Irrthum ist. ALLMAN (No. 305) hält es für die Leber und HATSCHEK für eine Verdickung der Epidermis. Dicht neben jedem dieser Körper liegt ein anderer kleiner Körper, den CLAPARÈDE für einen accessorischen Muskel erklärte. Er liegt jedoch an der Stelle, welche normaler Weise das Ganglion der Bryozoen einnimmt, und mag daher als zum Nervensystem gehörig betrachtet werden. ALLMAN weist zwar auf seine Aehnlichkeit mit einem zweilappigen Ganglion hin, ist aber nicht geneigt, es so zu beurtheilen. Der Bau der im vorderen Hohlraum enthaltenen Theile (*x*) ist noch etwas dunkel. Die ausführlichste Beschreibung derselben haben SCHNEIDER und ALLMAN gegeben. Der Hohlraum selbst wird offenbar von einer Masse kugliger Körper

ausgekleidet, mit denen ein zungenförmiger, von langen Cilien bedeckter Fortsatz zusammenhängt, welcher aus der Mündung hervorgestreckt werden kann. Nach innen davon befindet sich ein gestreifter Körper. SCHNEIDER gab eine gute Abbildung des ganzen Gebildes.

Die allgemeine Aehnlichkeit von *Cyphonautes* mit den übrigen Larven geht aus dieser Beschreibung nebst der Abbildung deutlich hervor. Durch den Besitz eines Afters, eines Vorhofs und möglicherweise auch eines Nervensystems weist er aber offenbar eine viel complicirtere Organisation auf als irgend eine andere Bryozoenlarve mit Ausnahme derjenigen der Entoprocta.

Die postembryonale Metamorphose von *Cyphonautes*, von SCHNEIDER aufs trefflichste bearbeitet, geht auf gleiche Weise vor sich wie bei anderen Larven, begleitet von einer Degeneration der Larvenorgane und der Bildung eines hellen Körpers, aus welchem das Nahrungsrohr und das Lophophor des festsitzenden Polypids entstehen. Die Larvenschale nimmt am Aufbau der Ektocyste desselben Antheil.

Cyclostomata. Wir verdanken BARROIS weitaus den ausführlichsten Bericht über die Entwicklung der Cyclostomata; wie weit aber seine Erklärungen zuverlässig sind, ist sehr fraglich. Die Larven weichen ganz erheblich von den gewöhnlichen der Chilo- und Ctenostomen ab und zwar liegt der Unterschied vornehmlich in der kolossalen Entwicklung der Wimperscheibe. BARROIS hat die Larven von drei Gattungen, *Phalangella*, *Crisia* und *Diastopora*, untersucht und gibt an, dass sie einander ausserordentlich gleichen. Das Ei ist ungemein klein.

Die Furchung verläuft, soweit dies ermittelt wurde, regulär. Während derselben findet eine sehr rasche Grössenzunahme statt und schliesslich bildet sich eine Blastosphaere, die vielmal grösser ist als das ursprüngliche Ei. Die Blastosphaere flacht sich ab und verwandelt sich in eine Gastrula, indem sie sich zur Form eines Bechers zusammenkrümmt. Die Mündung desselben soll als bleibender Mund fortbestehen, der eine terminale und centrale Lage hat. Rings um die Larve bildet sich dann eine quere ringförmige Verdickung, welche wahrscheinlich dem Wimperring der übrigen Larven entspricht, und der Körper der Larve vor diesem Ring bedeckt sich mit Wimpern. Das aborale Ende verdickt sich und wächst in eine langgestreckte Vorragung aus, welche wohl der Wimperscheibe entsprechen mag. Der ersterwähnte Ring tritt zu gleicher Zeit mehr hervor und stellt eine cylindrische Scheide für die Wimperscheibe dar. Zu der Zeit, wo die Larve aus der mütterlichen „Zelle" frei wird, hat sie die Gestalt eines Fasses mit einer schwachen Einschnürung in der Mitte, welche das orale vom aboralen Ende abgrenzt. Im Mittelpunkt der oralen Fläche liegt der Mund, der in einen weiten Magen führt, während das aborale Ende von der in ihre Scheide gehüllten Wimperscheibe eingenommen wird. Nun ist die ganze Oberfläche bewimpert. BARROIS beschreibt kein Gebilde, das dem Rückenorgan oder der Knospe zu vergleichen wäre, im übrigen aber scheint, wenn die Wimperscheibe in der That bei allen Formen homolog ist, eine allge-

meine Vergleichung in dem oben angedeuteten Sinne zwischen dieser Larve und den normalen Larven der Ctenostomen und Chilostomen durchaus zulässig. Die Festsetzung und die spätere Entwicklung der Larve gehen auf normale Weise vor sich.

Phylactolaemata. Die Entwicklung der phylactolaemen Bryozoen ist von METSCHNIKOFF (No. 315) untersucht worden, welcher beschreibt, wie die Eier innerhalb einer eigenthümlichen, von den Wandungen des mütterlichen Körpers aus entwickelten Bruttasche eine vollständige Furchung durchlaufen. Darauf gruppiren sich die Zellen des Embryos in zwei Schichten um einen centralen Hohlraum herum. Dann bildet der Embryo die wohlbekannte Cyste, aus welcher durch einen Knospungsprocess eine ganze Colonie hervorgeht.

Allgemeine Betrachtungen über die Larven der Bryozoen.

Die verschiedenen Embryoformen der Bryozoen sind in den Figuren 130 *B*, 131, 132 und 133 so abgebildet worden, dass sie eine meiner Ansicht nach übereinstimmende Lage haben, und Fig. 133 *A* stellt gewissermaassen eine idealisirte Bryozoenlarve dar. Bei allen Larven findet sich ein Wimperring, der eine orale von einer aboralen Seite trennt und offenbar in der ganzen Gruppe homolog ist. Beim fertigen Thiere wird derselbe wahrscheinlich durch das Lophophor repräsentirt. An der oralen Fläche liegt in allen Fällen der Mund und bei den Entoproctenlarven und bei *Cyphonautes* auch der After. Es scheint demnach, dass *Cyphonautes*, obwohl die Larve einer ectoprocten Form, doch selber entoproct ist — eine Thatsache, welche darauf hinzudeuten scheint, dass die Entoprocten die ursprünglicheren Formen seien. Bei allen Larven, vielleicht mit Ausnahme derjenigen der Cyclostomata, liegt an der Vorderseite des Mundes, bei den Ectoprocten auf der oralen, bei den Entoprocten auf der aboralen Seite des Wimperringes, ein Organ, auf welchem äusserlich ein Büschel langer Cilien sitzt. Dieses Organ ist in der ganzen Reihe entsprechend der Ansicht von HATSCHEK als Rückenorgan oder rudimentäre Knospe bezeichnet worden; aber es ist dabei nicht zu vergessen, dass diese Bezeichnung durchaus hypothetischer Natur ist.

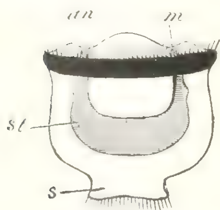


Fig. 133 A. Skizze einer idealen Larve eines Bryozoons.
m. Mund; *an.* After; *st.* Magen; *s.* Wimperscheibe.

Auf der aboralen Seite des Wimperringes findet sich bei sämmtlichen Larven ein Organ, das die Wimperscheibe genannt wurde und das wahrscheinlich in der ganzen Gruppe homolog ist. Vielleicht besteht es als Cementdrüse beim ausgewachsenen *Loxosoma* fort, nicht aber bei den anderen Formen.

Die Bryozoen besitzen im fertigen Zustande eine einfache und fast unzweifelhaft verkümmerte Organisation; es ist daher noch mehr als sonst nothwendig, sich zur Aufklärung über ihre Verwandtschafts-

beziehungen an ihre Larven zu halten, und so sind denn auch verschiedene annehmbare Vermuthungen über die Beurtheilung der Larvencharaktere aufgestellt worden.

LANKESTER [1]) hat die Ansicht ausgesprochen, dass diese Larven im wesentlichen denen der Mollusken ähnlich seien. Er vergleicht den grossen Wimperring mit dem Velum, nimmt aber scharfsinniger Weise an, dass er nicht den einfachen Velarring der meisten Molluskenlarven, sondern einen ausgedehnteren longitudinalen Ring repräsentire, als dessen Ueberreste er die Kiemen der Lamellibranchiaten ansieht und der in dem zusammenhängenden Wimperstreifen der Echinodermenlarven eine Parallele findet.

Den Fuss erblickt er im Epistom der Phylactolaemata und in der Scheibe von *Rhabdopleura* — beide liegen zwischen Mund und After und somit in der Lagebeziehung des Molluskenfusses. Die eigenthümliche Vorragung zwischen Mund und After bei *Pedicellina* (siehe Fig. 130 *B*) und *Loxosoma* ist wahrscheinlich dasselbe Gebilde.

Schliesslich identificirt er meine Wimperscheibe, welche wie oben erwähnt vielleicht der Cementdrüse des ausgewachsenen *Loxosoma* homolog ist, mit der Schalendrüse der Mollusken. LANKESTER's Auffassung erscheint sehr plausibel, verwickelt uns aber zu gleicher Zeit, wie ich glaube, in erhebliche Schwierigkeiten.

Wir haben absolut keinen Beweis für das Vorhandensein eines ursprünglichen longitudinalen Wimperringes bei den Mollusken, wie er es annimmt; den Wimperring der Bryozoen aber einfach als Homologon des Velarringes der Mollusken aufzufassen ist für LANKESTER deshalb unmöglich, weil seine Schalendrüse im Centrum und nicht, wie es der Fall sein müsste, an der Rückseite des Wimperringes liegt.

Eine andere Schwierigkeit erblicke ich in der nie fehlenden Bewimperung von LANKESTER's Schalendrüse — eine Bewimperung, welche bei Mollusken niemals vorkommt.

Ich glaube, eine viel befriedigendere Vergleichung der Bryozoenlarven mit denen der Mollusken lässt sich dadurch erreichen, dass man den Gedanken aufgibt, als ob die Wimperscheibe der Schalendrüse entspräche, und dafür den Wimperring einfach als Aequivalent des Velums auffasst. Diesen Standpunkt der Beurtheilung hat HATSCHEK angenommen.

Nach dieser Anschauung besitzt aber die Larve nicht mehr irgendwelche specielle Molluskencharaktere (mit Ausnahme des Organs vielleicht, das LANKESTER dem Fuss der Mollusken gleichgesetzt hat); sie gleicht überhaupt einer Molluskenlarve nur ungefähr in demselben Maasse wie der Larve eines Polychaeten. Die Wimperscheibe liegt nach dieser Auffassung in der Mitte des Velarfeldes oder des praeoralen Lappens, also an einer Stelle, wo bei den Larven der Lamellibranchiaten und anderer Mollusken wie auch der meisten Chaetopoden

[1]) LANKESTER, „Remarks on the affinities of Rhabdopleura." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIV. 1874.

häufig ein Büschel von Cilien zu beobachten ist. Ausserdem ist dies die Stelle, wo sich bei den Mollusken und Chaetopoden stets das obere Schlundganglion als Verdickung des Epiblasts bildet (Fig. 134, *sg*), so dass die Epiblastverdickung in der Wimperscheibe der Bryozoen vielleicht geradezu als Rudiment eines oberen Schlundganglions zu betrachten ist, das sich im ausgewachsenen Zustand vollständig rückbildet, nachdem die Festsetzung mit dieser Scheibe stattgefunden hat.

Diese Vergleichung zwischen den Larven der Bryozoen und der Chaetopoden erscheint noch viel sicherer begründet, wenn wir speciell die Formen *Mitraria*[1] (Fig. 134) und *Cyphonautes* (Fig. 133) einander gegenüberstellen. Die Aehnlichkeit zwischen diesen beiden Formen ist so überraschend, dass ich es für nahezu unabweisbar halte, die Larve der Bryozoen als eine Trochosphaere anzusehen gleich derjenigen der Chaetopoden, Rotiferen etc., die sich aber im fertigen Zustand mit dem Ende ihres praeoralen Lappens festsetzt.

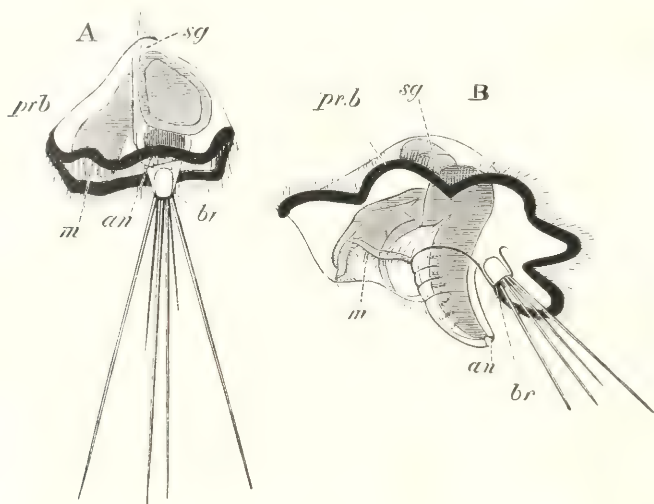


Fig. 134. Zwei Entwicklungsstadien von *Mitraria*. (Nach METSCHNIKOFF.)
m. Mund; *an*. After; *sg*. Oberes Schlundganglion; *br*. Provisorische Borsten; *pr.b*. Praeorales Wimperband.

Die Anheftung der Larve mit dem praeoralen Lappen ist nichts Aussergewöhnlicheres als etwa die Befestigung einer Entenmuschel mit ihrem Kopfende, und nach einer solchen Befestigung erscheint auch die Rückbildung des oberen Schlundganglions als ein ganz natürlicher Vorgang.

[1]) Die Larve von *Mitraria* ist so abgebildet, dass die aborale Fläche nach oben, statt wie in der Abbildung von *Cyphonautes* nach unten sieht. Ausserdem ist das Wimperband der Deutlichkeit wegen schematisch als schwarzer Streifen dargestellt.

Noch eine andere wichtige Thatsache in der Entwicklung der Bryozoen verdient hier hervorgehoben zu werden, dass nämlich, wenn die im Texte ausgesprochene Vermuthung in Betreff der Entstehung des fertigen Thieres aus der sogenannten Larve richtig ist, die Bryozoen allgemein die Erscheinung des Generationswechsels darbieten. Aus dem Ei geht eine freilebende Form hervor, welche selbst niemals geschlechtlich wird, sondern durch Knospung die festsitzende geschlechtliche Form aus sich entstehen lässt.

LITERATUR.

Bryozoen im allgemeinen.

298) J. Barrois. *Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires.* Lille, 1877.

Entoprocta.

299) B. Hatschek. „Embryonalentwicklung u. Knospung der *Pedicellina echinata.*" *Zeitschr. f. wiss. Zoologie,* Bd. XXIX. 1877.

300) M. Salensky. „Études sur les Bryozoaires entoproctes." *Ann. Sciences Nat.,* 6. sér. Tom. V. 1877.

301) O. Schmidt. „Die Gattung *Loxosoma.*" *Archiv f. mikr. Anat.,* Bd. XII. 1876.

302) C. Vogt. „Sur le Loxosome des Phaseolosomes." *Arch. de Zool. expér. et génér.,* Tom. V. 1876.

303) C. Vogt. „Bemerkungen zu Dr. Hatschek's Aufsatz über Embryonalentwickl. u. Knosp. v. *Pedicellina echinata.*" *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* Bd. XXX. 1878.

Ectoprocta.

304) G. J. Allman. *Monograph of fresh water Polyzoa.* Ray Society.

305) G. J. Allman. „On the Structure of Cyphonautes." *Quart. Journ. of Micr. Science,* Vol. XII. 1872.

306) G. J. Allman. „On the structure and development oi the Phylactolaematous Polyzoa." *Journ. of the Linnean Society,* Vol. XIV. No. 77. 1878.

307) J. Barrois. „Le développement des Bryozoaires Chilostomes." *Comptes rendus,* Sept. 23, 1878.

308) E. Claparède. „Beiträge zur Anat. u. Entwicklungsgeschichte d. Seebryozoen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* Bd. XXI. 1871.

309) E. Claparède. „Cyphonautes." *Anat. u. Entwickl. wirbelloser Thiere.* Leipzig, 1864.

310) R. E. Grant. „Observations on the structure and nature of *Flustrae.*" *Edinburgh New Philosoph. Journal,* 1827.

311) B. Hatschek. „Embryonalentwickl. u. Knospung d. *Pedicellina echinata.*" (*Beschreibung von Cyphonautes.*) *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* Bd. XXIX. 1877.

312) T. H. Huxley. „Note on the reproductive organs of the Chilostome Polyzoa." *Quart. Journ. of Micr. Science,* Vol. IV. 1856.

313) L. Joliet. „Contributions à l'hist. naturelle d. Bryozoaires des côtes de France." *Archives de Zoologie Expérimentale.* Vol. VI. 1877.

314) E. Metschnikoff. „Ueber d. Metamorphose einiger Seethiere." *Götting. Nachrichten,* 1869.

315) E. Metschnikoff. *Bull. de l'Acad. de St. Pétersbourg,* XV. 1871, p. 507.

316) H. Nitsche. „Beiträge z. Kenntniss d. Bryozoen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* Bd. XX. 1870.

317) W. Repiachoff. „Zur Naturgesch. d. chilostomen Seebryozoen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* Bd. XXVI. 1876.

318) W. Repiachoff. „Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge bei *Tendra zostericola*." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXX. 1878. Supplement.

319) W. Repiachoff. „Zur Kenntniss der Bryozoen." *Zoologischer Anzeiger*, Vol. I. No. 10, 1878.

320) W. Repiachoff. „Bemerkungen über *Cyphonautes*." *Zoologischer Anzeiger*, Vol. II. 1879.

321) M. Salensky. „Untersuchung an Seebryozoen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIV. 1874.

322) A. Schneider. „Die Entwickl. u. systemat. Stellung d. Bryozoen u. Gephyreen." *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. V. 1869.

323) Smitt. „Om Hafsbryozoernas utveckling och fettkroppar." *Aftryck ur öfvers. af Kong. Vet. Akad. Förh.* Stockholm, 1865.

324) T. Hincks. *British Marine and Polyzoa.* Van Voorst, 1880.

[Vergl. auch die Werke von Farre, Hincks, van Beneden, Dalyell, Nordmann.]

XI. CAPITEL.

BRACHIOPODA[1].

Die Beobachtungen, welche über die Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden angestellt worden sind, haben ein bedeutsames Licht auf die systematische Stellung dieser ziemlich isolirten Gruppe geworfen.

Entwicklung der Keimblätter.

Unsere Kenntniss über die ersten Entwicklungsstadien der Brachiopoden verdanken wir fast ausschliesslich KOWALEVSKY[2] (No. 326). Seine Untersuchungen erstreckten sich auf vier Formen: *Argiope*, *Terebratula*, *Terebratulina* und *Thecidium*. Die erste Entwicklung der drei ersteren verläuft nach einem gemeinsamen, diejenige von *Thecidium* nach einem besonderen Plan.

Bei *Argiope*, die wir als Typus für die erstere Gruppe hinstellen können, gelangen die Eier in die Oviducte (Segmentalorgane), wo sie ihre erste Entwicklung durchlaufen. Die Furchung führt zur Bildung einer Blastosphaere, welche durch Einstülpung zur Gastrula wird. Der Blastoporus verengert sich allmählich und schliesst sich zuletzt ganz, während zu gleicher Zeit die archenterische Höhlung (Fig. 135 *A*) in drei Lappen zerfällt, einen medianen (*me*) und zwei seitliche (*pv*). Diese Lappen schnüren sich bald darauf vollständig von einander ab und der mittlere wird zum Mesenteron (Mitteldarm), während die beiden seitlichen die Leibeshöhle bilden, indem ihre äusseren Wan-

[1]) Dem vorliegenden Capitel ist folgende Classification der Brachiopoden zu Grunde gelegt worden:

I. Articulata { *a.* Rhynchonellidae. *b.* Terebratulidae.

II. Inarticulata { *a.* Lingulidae. *b.* Craniadae. *c.* Discinidae.

[2]) KOWALEVSKY's Abhandlung ist leider russisch geschrieben. Die im Text gegebene Darstellung ist aus seinen Abbildungen und einem Auszug der Arbeit in HOFFMANN's und SCHWALBE's *Jahresberichten* für 1873 geschöpft.

dungen das somatische, die inneren das splanchnische Mesoblast liefern (Fig. 135 *B*). Der Embryo streckt sich nun in die Länge und gliedert sich in drei hinter einander liegende Segmente (Fig. 135 *B*), welche man gewöhnlich, jedoch ohne genügenden Grund (siehe *Thecidium*), als den Segmenten der Chaetopoden entsprechende Bildungen betrachtet. Der Darmcanal setzt sich nicht bis in das hinterste Segment fort.

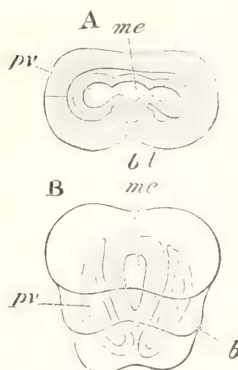


Fig. 135. Zwei Entwicklungsstadien von *Argiope*. (Nach KOWALEVSKY.)
A. Vom Ende des Gastrulastadiums.
B. Stadium nach der Theilung der Larve in drei Segmente.
bl. Blastoporus; *me*. Mesenteron; *pv*. Leibeshöhle; *b*. provisorische Borsten.

Bei *Thecidium* sind die Eier sehr gross und die Entwicklung wird in einer besonderen Bruttasche der ventralen Klappe durchlaufen. Die Embryonen befestigen sich durch Träger an den beiden Cirri der Arme, welche unmittelbar neben dem Munde liegen. Es erfolgt eine fast reguläre Furchung, wobei eine sehr kleine Furchungshöhle entsteht. Eine Invagination findet nicht statt, sondern es lösen sich von der Wandung der Blastosphaere Zellen ab, welche bald eine solide centrale Masse bilden, die von einer äusseren Zellschicht — dem Epiblast — umschlossen wird. In der centralen Masse entstehen drei Hohlräume, welche das Mesenteron und die beiden Hälften der Leibeshöhle darstellen. Rings um dieselben differenziren sich besondere Wandungen. Der Körper selbst (LACAZE DUTHIERS, No. 327) theilt sich bald darauf in zwei Segmente, von denen das hintere etwas kleiner ist. Aber auch der hintere Abschnitt des grossen vorderen Segments schnürt sich als besonderes Segment ab und schliesslich zerfällt noch der Rest des ersteren in zwei, von denen das vordere am kleinsten ist. So besteht der Embryo nun aus vier Segmenten, deren zwei vorderste zusammen dem Kopfsegment von *Argiope* zu entsprechen scheinen (?); diese Segmente sind aber nicht wie bei den Chaetopoden und anderen wirklich segmentirten Formen durch Hinzufügung neuer Segmente zwischen dem zuletzt gebildeten Segment und dem noch ungegliederten Ende des Körpers entstanden, sondern durch Einschiebung neuer Segmente am Kopfende wie bei den Cestoden, so dass das hinterste Segment das älteste ist. Vorausgesetzt, dass LACAZE DUTHIERS' Beobachtungen genau sind[1]), so scheint mir aus der Bildungsart dieser Segmente mit grösster Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, dass sie nicht mit den Segmenten der Chaetopoden identisch sind. Am Vorderende jedes Embryos ist ein Haftapparat befestigt. Schon bevor die vier Segmente ausgebildet

[1]) Es muss freilich erwähnt werden, dass es aus KOWALEVSKY's Abbildungen keineswegs klar wird, ob er hinsichtlich der Reihenfolge der Segmente mit LACAZE DUTHIERS übereinstimmt oder nicht.

sind, hat sich der ganze Embryo mit Wimpern bedeckt[1]) und zwei und später vier rudimentäre Augen treten am vordersten Segment auf.

Geschichte der Larve und Ausbildung der Organe des fertigen Thieres.

Articulata. Die Beobachtungen von KOWALEVSKY und MORSE haben uns eine ziemlich vollständige Geschichte der Larvenmetamorphose der Articulata geliefert, während einige der späteren Larvenstadien in der Entwicklungsgeschichte der Inarticulata durch die Untersuchungen von FRITZ MÜLLER, BROOKS etc. bekannt geworden sind. Den Embryo von *Argiope*, den wir wieder als Typus der Articulata nehmen können, haben wir (Fig. 135 *B*) als dreigliedrigen Organismus mit geschlossenem Mesenteron und einer in zwei seitliche Abtheilungen geschiedenen Leibeshöhle verlassen. Am mittleren Körpersegment kommen nun dorsale und ventrale Falten zum Vorschein, aus denen die Mantellappen hervorgehen sollen, und an den letzteren finden sich zwei Paar Borstenbündel (Fig. 135 *B*). Die Borsten wachsen zusammen mit den Mantelfalten ganz bedeutend und die ersteren gleichen dann dem Aussehen nach in der That den provisorischen Borsten mancher Chaetopoden (Fig. 152). Am hinteren Mantelrande treten Cilien auf. Das vordere oder Kopfsegment nimmt ungefähr die Form eines Schirmes an, dessen Rand sich mit einem Kranz von Cilien bedeckt, während es im übrigen einen Ueberzug von kurzen Wimpern erhält. An seiner Vorderseite kommen auch zwei Paar Augen zum Vorschein (Fig. 136).

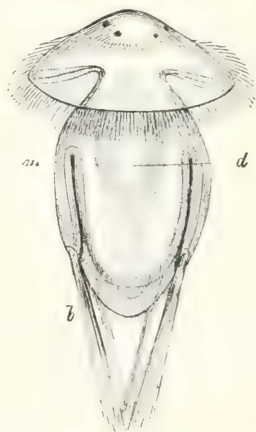


Fig. 136. Larve von *Argiope*. (Aus GEGENBAUR, nach KOWALEVSKY.)
m. Mantel; *b*. Borsten; *d*. Archenteron.

Nachdem die Larve einige Zeit frei herumgeschwommen, setzt sie sich mit ihrem hintern Gliede fest und geht allmählich in die Gestalt des fertigen Thieres über. Das hintere Glied selbst wird zum Stiel. Nach der Festsetzung wenden sich die Mantellappen nach vorn (Fig. 137 *A*, *m*) und umfassen das Kopfsegment. Auf ihrer Aussenseite bilden sich die Klappen der Schale als zwei zarte Chitinplatten (Fig. 137 *B*). Auf einem etwas späteren Stadium werden die provisorischen Borsten abgeworfen und schliesslich durch bleibende Borsten am Mantelrande ersetzt. Der Kopflappen kommt in die dorsale Schalenklappe zu liegen und der Mund entsteht nahe der Spitze des Kopflappens unmittelbar ventralwärts von den Augenflecken aus einer Epiblasteinstülpung.

[1]) KOWALEVSKY lässt auf seinen Figuren das vorletzte Segment unbewimpert.

Die bleibenden Muskeln gehen einfach aus den schon im Embryo vorhandenen Muskeln hervor.

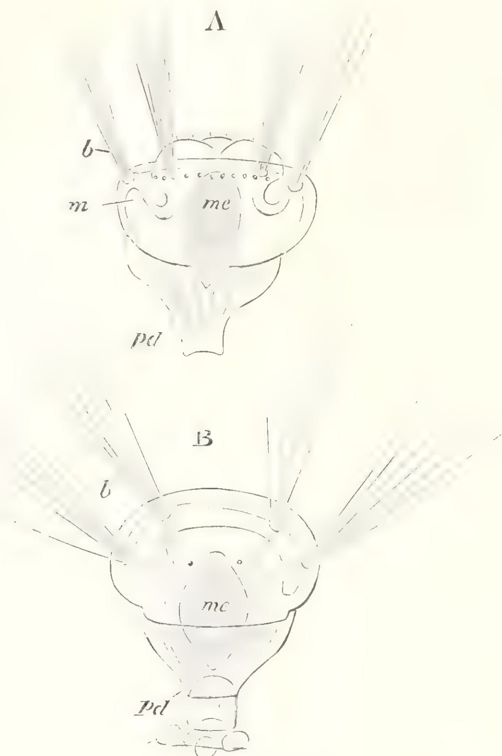


Fig. 137. Zwei Entwicklungsstadien von *Argiope*, um die uber den Kopflappen hinauswachsenden Mantelfalten zu zeigen. (Nach KOWALEVSKY.)
m. Mantelfalte; *me.* Mesenteron; *pd.* Stiel; *b.* provisorische Borsten.

Rings um den Mund bildet sich ein Ring von Tentakeln, der wahrscheinlich von dem in Fig. 136 sichtbaren Wimperkranz abstammt [1]. Der Tentakelkranz hat schiefe Lage, der Mund liegt nahe seiner Ventralseite. Die Tentakel scheinen eine postorale Umgrenzung gleich derjenigen von *Phoronis (Actinotrocha)* zu bilden, sie nehmen aber mit dem Alter der Larve allmählich an Zahl zu.

[1] Der Auszug in HOFFMANN's und SCHWALBE's „Jahresberichten" lässt KOWALEVSKY behaupten, die Tentakel entsprängen vom Mantelrande. Dies kann jedoch kaum eine richtige Wiedergabe seiner Darstellung sein, da es schon nicht mit dem Verhalten dieser Theile beim Erwachsenen stimmen würde. Die beigegebenen Abbildungen lassen vermuthen, dass sie vom Rande des Kopflappens oder vielleicht auch vom dorsalen Mantellappen entspringen.

Einige der späteren Entwicklungsstadien der Terebratuliden sind uns durch die Beobachtungen von MORSE (No. 328—329) an *Terebratulina septentrionalis* näher bekannt geworden.

Der interessanteste Punkt in MORSE's Beobachtungen über die späteren Stadien ist die Beschreibung der schrittweisen Umwandlung der den Tentakelkranz tragenden Scheibe in die Arme des fertigen Thieres. Die Tentakel, sechs an der Zahl, bilden anfänglich einen Kranz längs des Randes einer vom dorsalen Mantellappen ausgehenden Scheibe, in deren Mitte der Mund liegt. In späteren Stadien entwickeln sich auf den Tentakeln Kalkspicula. Erst auf vorgerückter Bildungsstufe des Embryos beginnen die Tentakel sich hufeisenförmig zu gruppiren, wodurch eine überraschende, obgleich wahrscheinlich nur zufällige Aehnlichkeit mit der Anordnung der Tentakel auf dem Lophophor der Süsswasserbryozoen zu stande kommt. Die tentakeltragende Scheibe verlängert sich vorne in zwei Fortsätze, die freien Enden der künftigen Arme. In Folge dieser Gestaltsveränderung der Scheibe stellen die Tentakel nun zwei Reihen dar, eine am vordern und eine am hintern Rande der Scheibe, bis sie schliesslich in die Cirri der Arme übergehen. Der Mund liegt zwischen den beiden Tentakelreihen, wo die beiden Arme des Lophophors hinten zusammenstossen; seine Lage entspricht dem ursprünglichen Mittelpunkt des Tentakelkranzes, bevor sich derselbe zur Hufeisenform auszieht. Vor dem Munde sitzt eine Lippe. Bei der ausgewachsenen *Terebratulina* strecken sich die Arme bedeutend in die Länge. Bei *Thecidium* dagegen behält die Mundscheibe ihre Hufeisengestalt, während bei *Argiope* die embryonale kreisförmige Anordnung der Tentakel durch das Auftreten von marginalen Ausbuchtungen gestört wird.

Die Schale lagert sich in Form zweier chitinöser Platten ab, welche später verkalken. Während ihres Wachsthums erleiden sie bei den verschiedenen Gattungen grosse Formveränderungen.

In Betreff der Larvenstadien anderer Articulata seien nur noch wenige Worte hinzugefügt.

Die dreigliedrige Larve von *Terebratulina septentrionalis* ist mit einem besonderen Wimperbüschel an der Spitze des Vorderlappens ausgestattet. Die Arme scheinen bei *Terebratulina caput serpentis* als zwei Fortsätze an den Seiten des Mundes zu entstehen, auf welchen sich die Tentakel bilden.

Provisorische Borsten scheinen den gegliederten Embryonen von *Thecidium* und *Terebratulina* zu fehlen, bei der letzteren aber treten sie in einem späteren Stadium am Rande des Mantels auf. Bei *Thecidium* liefert das dritte Glied den dorsalen und ventralen Mantellappen.

Inarticulata. Die jüngsten Entwicklungszustände der Inarticulata sind nicht bekannt: in den frühesten überhaupt beobachteten Stadien ist die Schale bereits vorhanden. Die jungen mit Schale versehenen Larven weichen jedoch darin von denen der Articulata ab, dass sie frei herumschwimmen und dass kein Stiel entwickelt ist.

Eine solche Larve hat FRITZ MÜLLER (No. 331) beschrieben; wahrscheinlich gehört sie zu *Crania*. Dieselbe gleicht im allgemeinen einer Larve der Articulata kurz nach der Ausbildung der Tentakel. Es sind fünf Paar langer provisorischer Borsten vorhanden, von denen alle bis auf das hinterste am ventralen Mantellappen sitzen. Kürzere Borsten stehen auch am Rande des dorsalen Lappens. Der Mund liegt an der Ventralseite eines vorstreckbaren oralen Lappens. Er wird von vier Paar Tentakeln, welche einen Schwimmapparat bilden, unvollständig umschlossen.

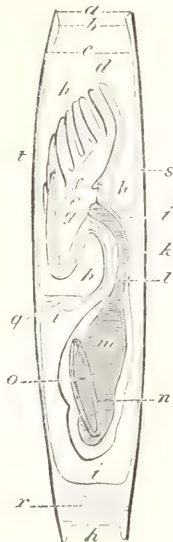


Fig. 138. Schematische Darstellung eines verticalen Längsschnittes durch einen vorgerückten Embryo von *Lingula*. Nach BROOKS.)

a. Ende der Schalenklappen; *b.* Verdickter Mantelrand; *c.* Mantel; *d.* Dorsaler medianer Tentakel; *e.* Lophophor; *f.* Lippe; *g.* Mund; *h.* Mantelhöhle; *i.* Leibeshöhle; *k.* Schlundwand; *l.* Oesophagus; *m.* Leberabschnitt des Magens; *n.* Darmabschnitt des Magens; *o.* Darm; *q.* Ventrales Ganglion; *r.* Hinterer Muskel; *s.* Dorsale, *t.* Ventrale Schalenklappe.

Eine vollständigere Entwicklungsgeschichte von *Lingula* haben wir kürzlich durch BROOKS (No. 325) erhalten. Die jüngste beobachtete Larve ist in zwei fast gleiche plattenförmige Klappen eingehüllt, welche die beiden Mantellappen bedecken. Der Mund liegt in der Mitte einer der dorsalen Klappe angehefteten Scheibe, an deren Rand ein Kranz bewimperter Tentakel sitzt. Die Lage der Scheibe und ihre Beziehungen zum übrigen Körper sind aus Fig. 138 zu ersehen, welche einen senkrechten Längsschnitt des Embryos schematisch darstellt.

Mit dem Wachsthum des Embryos nehmen seine Tentakel an Zahl zu, indem die neuen stets paarweise zwischen dem unpaaren dorsalen und dem nächst vorhergehenden Paar auftreten. Die Tentakel enthalten eine axiale Höhlung, die jedoch im Gegensatz zu dem Hohlraum in den Tentakeln der Bryozoen nicht mit der Perivisceralhöhle communicirt. Während sich die Tentakel vermehren, wachsen die seitlichen Abschnitte der Tentakelscheibe zu den zwei lateralen Armen des fertigen Thieres aus, der dorsale Rand aber wird zu dem medianen gewundenen Arm. Diese Veränderungen vollziehen sich jedoch erst, nachdem die Larve sich festgesetzt hat.

Die Befestigung der Larve ist nicht beobachtet worden, aber der Stiel, von dem in den jüngsten Stadien noch keine Spur zu sehen war, bildet sich als einfache Verlängerung des Hinterendes des Körpers, während die Larve noch frei herumschwimmt. Bei den jüngsten festsitzenden Larven, die zur Beobachtung gelangten, hatte er bereits eine sehr ansehnliche Länge erreicht.

Entwicklung der Organe.

Nach dem Verschluss des Blastoporus stellt der Darmcanal einen rings geschlossenen Sack dar, welcher später durch die stomodaeale

Einstülpung mit der Aussenwelt in Verbindung tritt. Die Leber entsteht in Form eines Paares dorsaler Auswüchse aus dem Mesenteron. Aus BROOKS' Beobachtungen an *Lingula* scheint hervorzugehen, dass das primitive Mesenteron nur den Magen des ausgewachsenen Thieres bildet und der Darm als solider Fortsatz von demselben abgeht; dieser trifft schliesslich auf die äussere Haut und hier entsteht der After. Bei den Articulaten ist das Mesenteron ohne Analöffnung.

Die Anlage der Leibeshöhle in Form von paarigen Divertikeln des Archenterons ist bereits beschrieben worden. Ihre somatische Wandung bedeckt sich bei *Lingula* mit Wimpern, während ihre Höhlung von einer Flüssigkeit mit darin schwimmenden Körperchen erfüllt wird wie bei vielen Chaetopoden. Zuletzt verlängert sie sich in den dorsalen und ventralen Mantellappen als ein Paar hornförmiger Fortsätze in jeden Lappen hinein, welche durch weite bewimperte Oeffnungen mit der Leibeshöhle communiciren. Einige unvollständige Beobachtungen von BROOKS über die Entwicklung des Nervensystems bei *Lingula* zeigen, dass es im Embryo in Form eines den Oesophagus umfassenden Ringes mit einem ventralen unteren Schlundganglion (Fig. 138, *q*) und zwei seitlichen Ganglien nebst zwei dorsalen Otocysten angelegt wird. Das ventrale Ganglion entsteht aus einer Verdickung des Epiblasts, mit welchem es das ganze Leben über in Zusammenhang bleibt. Die übrigen Theile des Ringes wachsen als zwei Stränge vom ventralen Ganglion aus nach oben, um sich schliesslich an der Rückenseite des Oesophagus zu vereinigen.

Allgemeine Bemerkungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der Brachiopoden.

Die Larve von *Argiope* zeigt, wie schon mehrere Beobachter hervorgehoben haben, unzweifelhaft eine innige Verwandtschaft mit den Chaetopoden. Sie gleicht in der That einer mesotrochen Chaetopodenlarve mit provisorischen Borsten (siehe das Capitel über die Chaetopoden). LACAZE DUTHIERS' Beobachtungen weisen darauf hin, dass die Lappen oder Glieder der Larve nicht wahre Segmente sind; jedenfalls segmentirt sich das Mesoderm im Embryo nicht, wie es der Fall sein müsste, wenn diese Lappen eigentliche Segmente darstellten. Ist diese Auffassung richtig, so hat man die Larve mit einer ungegliederten Chaetopodenlarve zu vergleichen. Bei *Rhynchonella* jedoch liegen im erwachsenen Thiere Andeutungen von zwei Segmenten in Gestalt zweier Paare von Segmentalorganen vor.

Obgleich die Brachiopodenlarve einer mesotrochen Chaetopodenlarve gleicht, so weicht sie doch anderseits von den bisher beschriebenen trochosphaeren Larven, den vorzugsweise typischen Larven der Chaetopoden, insofern ab, als der Tentakelkranz, welcher wahrscheinlich wie oben bemerkt von dem in Fig. 137 dargestellten Wimperkranz abstammt, postoral und nicht praeoral liegt. Der Tentakelkranz entspricht also mehr dem bei *Actinotrocha* (der Larve von *Phoronis*) unter den Gephyreen beobachteten Kranze. Ebenso besteht zwar ohne Zweifel

eine auffallende Aehnlichkeit zwischen der Tentakelscheibe einer Brachiopodenlarve und dem Lophophor eines Bryozoons, auf welche durch LANKESTER, MORSE, BROOKS etc. hingewiesen wurde; allein ihre Homologie wird meiner Ansicht nach sehr in Frage gestellt durch den Umstand, dass 1) das Lophophor bei den Bryozoen eine praeorale [1]), bei den Brachiopoden eine postorale Lage hat, und dass 2) die concave Seite des Lophophors bei den beiden Gruppen nach fast genau entgegengesetzten Richtungen gekehrt ist. Bei den Brachiopoden nämlich sieht dieselbe dorsalwärts, bei den phylactolaemen Bryozoen dagegen ventralwärts.

Die Ansicht von MORSE endlich, die Brachiopoden seien verkümmerte tubicole Chaetopoden, wird bisher noch von keiner einzigen embryologischen Thatsache unterstützt. Die Entwicklung des Tentakelkranzes sowohl wie seine Innervirung vom unteren Schlundganglion aus verbieten uns, wie GEGENBAUR dargethan hat, denselben mit den Tentakeln der tubicolen Chaetopoden zu vergleichen.

LITERATUR.

325) W. K. BROOKS. „Development of Lingula." *Chesapeake Zoolog. Laboratory. Scientif. Results of the Session of 1878.* Baltimore, J. Murphy and Co.

326) A. KOWALEVSKY. „Entwicklung der Brachiopoden." *Protokoll der ersten Sitzung der Verein. Sectionen f. Anat., Physiol. u. Vergl. Anatomie bei d. Versamml. russ. Naturforscher in Kasan.* 1873 (russisch).

327) H. LACAZE DUTHIERS. „Histoire de la Thécidie." *Ann. Sc. Nat. etc.*, sér. 4, Vol. XV. 1861.

328) MORSE. „On the early Stages of *Terebratulina septentrionalis.*" *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, Vol. II. 1869; siehe auch *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 4, Vol. VIII. 1871.

329) MORSE. „On the Embryology of Terebratulina." *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, Vol. III. 1873.

330) MORSE. „On the Systematic Position of the Brachiopoda." *Proceed. of the Boston Soc. Nat. Hist.* 1873.

331) FRITZ MÜLLER. „Beschreibung einer Brachiopodenlarve." *Müller's Archiv*, 1860.

[1]) Für die ectoprocten Bryozoen könnte man vielleicht behaupten, der bewimperte Tentakelkranz liege postoral; die im vorigen Capitel angeführten entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen scheinen mir jedoch zu beweisen, dass diese Ansicht unhaltbar ist.

XII. CAPITEL.

CHAETOPODA[1]).

Bildung der Keimblätter.

Die meisten Chaetopoden legen ihre Eier vor Beginn der Entwicklung ab. Diejenigen der Oligochaeten sind in eigenthümliche, aus einem Secret des Integuments gebildete Cocons oder Säcke eingeschlossen. Einige marine Polychaeten tragen sie während der Entwicklung mit sich herum. *Autolytus cornutus* trägt an seiner Bauchfläche einen besondern Sack, in welchem die Jungen ausgebrütet werden. Bei *Spirorbis Pagenstecheri* entwickeln sie sich im Innern des Operculartentakels und bei *Spirorbis spirillum* in der Röhre des Erzeugers.

Einige wenige Formen (z. B. *Eunice sanguinea*, *Syllis vivipara*, *Nereis diversicolor)* sind vivipar.

Vielleicht der einfachste Typus von Chaetopodenentwicklung, der bisher beobachtet wurde, ist die von *Serpula* (Stossich, No. 357)[2]). Sie beginnt mit einer regulären Furchung, die zur Bildung einer Blastosphaere mit centraler Furchungshöhle führt. Dann erfolgt eine Invagination von normalem Typus. Bald verengert sich der Blastoporus, um den bleibenden After darzustellen, während das eingestülpte Hypoblast nur eine kleine Vorragung mit wenig entwickeltem Lumen bildet, welche die Furchungshöhle lange nicht vollständig ausfüllt (Fig. 139 *A*). Der Embryo, der sich in der Zwischenzeit ganz mit Wimpern bedeckt hat, nimmt nun mehr oder weniger die Gestalt eines Kegels an, an dessen Spitze der After liegt, während die Basis die Anlage eines grossen praeoralen Lappens liefert. Der

[1]) In diesem Abschnitt folge ich der nachstehenden Eintheilung der Chaetopoden:

I. Achaeta *(Polygordius)*.
II. Polychaeta. { Sedentaria. / Errantia.
III. Oligochaeta.

[2]) Die Beobachtungen von Stossich sind nicht durchaus zuverlässig.

sackförmige Darmcanal wächst nach vorn, biegt dann nahezu unter rechtem Winkel seitwärts ab und trifft etwas hinter dem Vorderende des Körpers auf eine von der Bauchseite her gebildete stomodaeale Einstülpung.

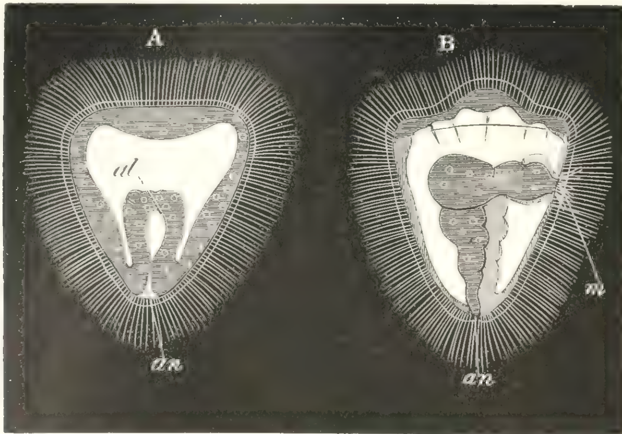


Fig. 139. Zwei Entwicklungsstadien von *Serpula*. (Nach STOSSICH.) *m.* Mund; *an.* After *al.* Archenteron.

Bald differenzirt sich der Darmcanal in drei Abschnitte, 1) den Oesophagus, 2) den Magen und 3) das Darmrohr. Mit diesen Veränderungen hat die Larve, welche inzwischen ausgeschlüpft ist, die Charaktere einer typischen Annelidenlarve erlangt (Fig. 139 *B*). Vorne steht ein grosser praeoraler Lappen, zu dessen Seiten bald die Augenflecken erscheinen. Die ursprüngliche Furchungshöhle bleibt als weiter Hohlraum zwischen dem gekrümmten Darmcanal und den Körperwänden bestehen und wird von den zwischen beiden ausgespannten Muskelfasern durchzogen. Das primitive Chorion scheint als Cuticula zu dienen, die von den Cilien durchbohrt wird.

Die ferneren Veränderungen dieser Larvenform bieten kein erhebliches Interesse mehr dar. In der Nähe des Afters entwickelt sich eine eigenthümliche Blase, welche in abnormen Fällen doppelt sein kann. Wenn sich ihr Vorkommen bei der Mehrzahl der Chaetopoden nachweisen liesse, so dürfte man sie vielleicht als Homologon der Analblasen der Gephyreen betrachten.

Serpula ist einer der wenigen bisher bekannten Chaetopoden, bei denen die Furchung ganz regulär verläuft [1]). Bei anderen Formen ist dieselbe mehr oder weniger inaequal. Die Bildung der Keimblätter ist bei den Oligochaeten viel genauer untersucht worden als bei den Polychaeten, und obgleich leider die Entwicklung in der er-

[1]) Nach WILLEMOES-SUHM zeichnet sich auch *Terebellides Stroemii* durch eine reguläre Furchung aus.

steren Gruppe bedeutend abgekürzt ist, so muss sie uns doch als Typus dienen; soweit also nicht das Gegentheil angegeben ist, gelten die Darlegungen dieses Capitels nur für die Oligochaeten. Die Furchung verläuft bei *Lumbricus agricola* nahezu regulär (KOWALEVSKY) und führt zur Bildung einer abgeflachten Blastosphaere, deren eine Seite aus Hypoblast, die andere aus Epiblast besteht, wobei die Zellen des ersteren sich durch ihr helleres Aussehen deutlich von denen des Epiblasts unterscheiden. Darauf findet eine Invagination statt, in deren Verlauf das Hypoblast vom Epiblast umschlossen wird, wodurch eine ungefähr cylinderförmige zweischichtige Gastrula entsteht. Die Oeffnung dieser Gastrula erstreckt sich über das ganze Gebiet, das später zur Bauchfläche des Wurmes wird, verengert sich aber allmählich zu einem engen, nahe dem Vorderende gelegenen Porus — dem bleibenden Mund. Die centrale Höhle der Gastrula wird von Hypoblastzellen ausgekleidet, die Mundöffnung aber, welche durch ein enges Rohr in die Magenhöhle führt, hat einen Ueberzug von Epiblastzellen.

Die Furchung von *Lumbricus trapezoides* (KLEINENBERG, No. 341) und von *Criodrilus* (HATSCHEK, No. 339) ist in höherem Grade inaequal und unregelmässig als die von *Lumbricus agricola* und darauf folgt eine Invagination, welche die Mitte zwischen dem Typus der Embolie und der Epibolie einnimmt.

Die Furchung von *L. trapezoides* ist besonders merkwürdig. Sie verläuft sonderbar unregelmässig; eine Zeit lang communicirt sogar die Furchungshöhle durch einen Porus mit der Aussenwelt. Vor Ablauf des Gastrulastadiums zerfällt das Ei in zwei Hälften und aus jeder geht ein vollständiger Embryo hervor. Die beiden Embryonen hängen anfänglich noch durch einen Epiblaststrang zusammen, welcher sich an ihrer Nackengegend befestigt (Fig. 141 *A*), allein sehr bald zerreisst dieser Strang und die beiden Embryonen werden vollkommen selbständig. Die Sonderbarkeiten dieser Furchung dürfen ohne Zweifel theilweise auf Rechnung dieser merkwürdigen Embryonaltheilung gesetzt werden.

Der Gastrulamund liegt bei *L. trapezoides* wie bei *Criodrilus* an der Bauchfläche und verengert sich später, um den Mund zu bilden, oder *(Criodrilus)* er verschliesst sich an der Stelle des späteren Mundes. Bei *Lumbricus trapezoides* wird die Mundöffnung anfänglich von Epiblast ausgekleidet und bei *Criodrilus* wird sie vorne von drei grossen eigenthümlichen Epiblastzellen begrenzt, welche, wie HATSCHEK glaubt, die eiweisshaltige Flüssigkeit, in der die Eier liegen, absorbiren helfen sollen. Später werden diese grossen Zellen von normalen Epiblastzellen überdeckt und verschwinden zuletzt gänzlich. Bei beiden Formen erleiden die Hypoblastzellen während ihrer Invagination merkwürdige Veränderungen, die mit ihrer ernährenden Thätigkeit zusammenhängen.

Bei *Euaxes* (KOWALEVSKY) ist die Furchung noch viel inaequaler als bei den übrigen Typen; es erfolgt eine normale epibolische Invagination (Fig. 140) und der Blastoporus verschliesst sich vollständig an der Bauchfläche.

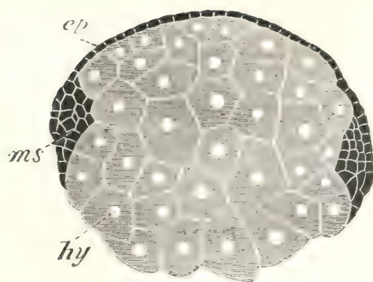


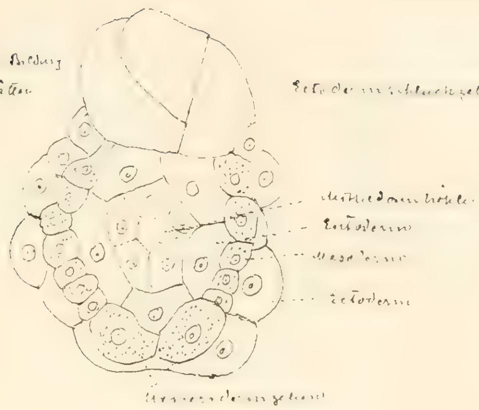
Fig. 140. Querschnitt durch das Ei von *Euaxes* auf einem frühen Entwicklungsstadium. (Nach KOWALEVSKY.)
ep. Epiblast; *ms.* Mesoblaststreifen; *hy.* Hypoblast.

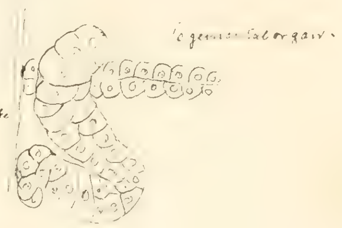
Bei sämmtlichen Oligochaeten, mit Ausnahme von *Euaxes*, wo sich der Blastoporus völlig schliesst, wird derselbe zum bleibenden Munde oder fällt wenigstens mit diesem zusammen. Bei *Serpula* hat sich herausgestellt (STOSSICH), wie wir gesehen haben, dass er mit dem After zusammenfällt, — ein Resultat, welches durch die ähnlichen Ergebnisse von WILLEMOES-SUHM (No. 358) bestätigt wird. Man muss also entweder ein Versehen von Seiten STOSSICH's annehmen oder zugeben, dass wir bei den Chaetopoden einen ähnlichen Fall haben wie bei den Gasteropoden, wo sich ein schlitzförmiger, ursprünglich längs der ganzen Ventralfläche ausgedehnter Blastoporus bei den einen Formen auf einen Porus am oralen, bei den andern am analen Ende reduciren kann.

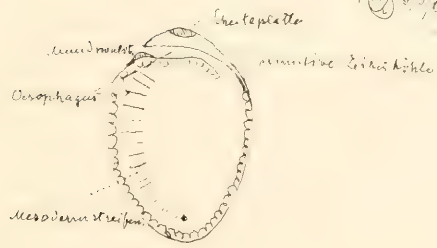
Bisher war nur von zwei Keimblättern — dem Epiblast und dem Hypoblast — die Rede. Bevor jedoch die Invagination des Hypoblasts vollendet ist, kommt das Mesoblast in Form zweier Bänder oder Streifen zum Vorschein, welche sich longitudinal über die ganze Länge des Embryos hin erstrecken. Man nennt dieselben gewöhnlich Keimstreifen; um aber den Doppelsinn dieses Namens zu vermeiden, wollen wir sie hier als Mesoblaststreifen bezeichnen.

Ihr Ursprung und Wachsthum ist am genauesten von KLEINENBERG (No. 341) an *L. trapezoides* untersucht worden. Sie nehmen bei dieser Species ihren Anfang kurz vor dem Gastrulastadium in Gestalt zweier grosser Zellen an der Oberfläche des Blastoderms, die wir Mesoblasten nennen können. Dieselben liegen jederseits der Medianlinie am Hinterende des Embryos. Bald wandern sie nach innen und werden vom Epiblast bedeckt (Fig. 141 *A*, *m'*), während an ihrer Innen- und Vorderseite eine Reihe kleiner Zellen erscheint *(ms)*. Diese stellen den Anfang der Mesoblaststreifen dar und dehnen sich in den folgenden Stadien auf jeder Seite des Körpers immer weiter aus (Fig. 141 *B*, *ms*), bis sie seitlich vom Munde angelangt sind. Ihre Vermehrung findet hauptsächlich auf Kosten der über ihnen liegenden Epiblastzellen statt, aber wahrscheinlich tragen auch die beiden Mesoblasten an ihren Hinterenden viel zu ihrer Vermehrung bei. Anfänglich besteht jeder Mesoblaststreifen aus einer einzigen Zellreihe, allein bald wird er dicker, vor allem vorne, und setzt sich aus zwei, drei und mehr Zellreihen auf dem Querschnitt zusammen. Aus dem Gesagten geht hervor, dass die Mesoblaststreifen, wenigstens bei *L. trapezoides*, der Hauptsache nach epiblastischen Ursprungs sind.

Anfänglich endigen die beiden Streifen vorne zu beiden Seiten des Mundes, später aber wachsen ihre Enden dorsalwärts auf Kosten







z. Entwickelung von Criodrilus.

Hatschek. Stud. z. Entwicklgs. d. Anneliden

Arbeit. a. d. zool. Inst. z. Wien. Bd. I. 1878.

der benachbarten Epiblastzellen und begegnen sich über dem Munde, so dass sie auf diese Weise eine mesoblastische Dorsalcommissur darstellen.

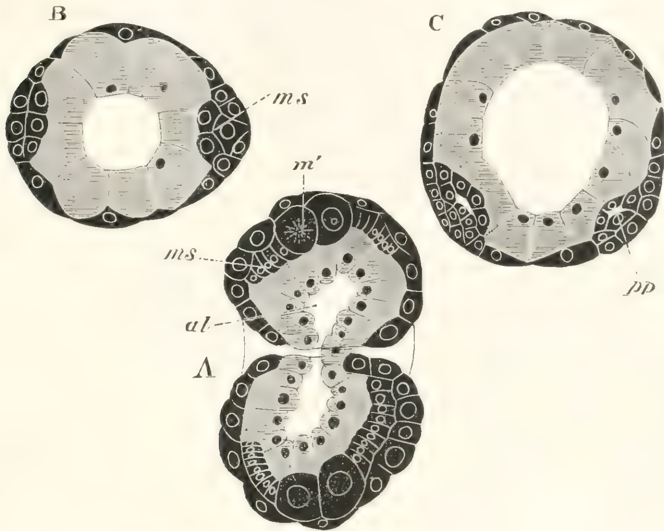


Fig. 141. Drei Querschnitte, um die Entwicklung von *Lumbricus trapezoides* zu erläutern. (Nach KLEINENBERG.)

ms. Mesoblaststreifen; *m'.* Mesoblast; *al.* Archenteron; *pp.* Leibeshöhle.

A. Horizontaler Längsschnitt eines Embryos auf dem Gastrulastadium, der im Begriff ist, sich in zwei Embryonen zu theilen. Man sieht die Mesoblasten und die von ihnen ausgehenden Mesoblaststreifen.

B. Querschnitt, welcher die beiden weit von einander entfernten Mesoblaststreifen zeigt.

C. Querschnitt auf einem späteren Stadium; die Mesoblaststreifen haben sich der Ventrallinie genähert und eine Leibeshöhle *pp* entwickelt.

Aus ihrer seitlichen Lage, welche die Mesoblaststreifen zuerst einnehmen, wandern sie allmählich nach der Bauchfläche hin. Sie vereinigen sich jedoch längere Zeit noch nicht in der Ventrallinie, sondern stellen zwei jederseits derselben liegende Bänder dar (Fig. 141 *C*).

Die gewöhnlichen Darstellungen des Ursprungs und Wachsthums der Streifen weichen etwas von der oben gegebenen ab. KOWALEVSKY (No. 342) und HATSCHEK (No. 339) sind der Ansicht, dass sie bei *Lumbr. rubellus* und *Criodrilus* ausschliesslich auf Kosten der Mesoblasten zunehmen. Ueberdies hält KOWALEVSKY die Mesoblasten bei *L. rubellus* für Abkömmlinge des Hypoblasts. Bei einigen Formen, z. B. *L. agricola*, fehlen die Mesoblasten gänzlich.

Die Entstehung der Mesoblaststreifen bei *Euaxes* ist insofern von Interesse, als sie über die Beziehung der Mesoblaststreifen der Chaetopoden zum Mesoblast anderer Formen einigen Aufschluss gibt. Um jedoch das erste Auftreten des Mesoblasts bei dieser Form verständlich

zu machen, muss ich erst einige Worte über die Furchung vorausschicken.

Vermöge eines etwas abnormen Furchungsprocesses theilt sich das Ei in vier Kugeln, unter denen eine an Grösse überwiegt und eine dem Hinterende des Embryos entsprechende Lage einnimmt. Aus den drei kleineren Kugeln gehen durch eine Art von Knospungsvorgang an ihrer dorsalen Seite kleine Zellen hervor, welche zum Epiblast werden; theilweise trägt aber zur Bildung des letzteren auch die grosse hintere Zelle bei, indem sie durch Knospung eine kleine Zelle abgibt, welche sich abermals in zwei theilt. Von diesen theilt sich die vordere noch mehrmals und ihre Producte schliessen sich dem Epiblast an, während die hintere nur in zwei Zellen zerfällt, welche die beiden Mesoblasten darstellen. Das übrige Mesoblast entsteht durch fernere Theilung der drei kleineren von den vier primitiven Furchungskugeln und bildet anfänglich eine continuirliche Schicht zwischen dem dorsalen Deckel von Epiblast und den vier grössten Zellen, die, nachdem sie Epi- und Mesoblast abgegeben haben, selbst zum Hypoblast werden. Während sich nun das Epiblast über das Hypoblast ausbreitet, weicht die Mesoblastschicht in der Mitte auseinander und legt sich in Form zweier Zellwülste den Rändern des Epiblastdeckels an. Sie erscheint so in der That nur als Verdickung der Lippen des Blastoporus. Weiter hinten vervollständigt sich die Verdickung durch die beiden Mesoblasten. Das Auftreten des Mesoblasts ist in Fig. 140 im Querschnitt dargestellt. Indem das Epiblast, vom Mesoblast begleitet, um das Hypoblast herumwächst, nimmt der Blastoporus eine ovale Form an und das Mesoblast erscheint in Gestalt zweier Streifen, welche die Ränder des Ovals umgrenzen. Das Epiblast wandert jedoch rascher über das Hypoblast hinweg als das Mesoblast, so dass, wenn der Blastoporus ventral zum Verschluss gelangt, die Mesoblaststreifen noch eine Strecke weit seitlich von der ventralen Medianlinie liegen.

Bei *Euaxes* entsteht also das Mesoblast auf eine Weise, die dem Verhalten bei manchen Gasteropoden, z. B. *Nassa* (siehe S. 225) und Würmern, z. B. *Bonellia* etc. sehr ähnlich ist. Es wurde auch im Capitel über die Mollusken bereits erwähnt, dass die Entstehung des Mesoblasts bei *Planorbis* (S. 219) eine ganz ähnliche sei wie bei *Lumbricus*.

Ferner hat Hatschek gezeigt, dass das Mesoblast auch bei *Polygordius* im wesentlichen auf dieselbe Weise entsteht wie bei den Oligochaeten.

Ausser dem Mesoblast, das aus den Mesoblaststreifen hervorgeht, finden sich in den Larven mancher Polychaeten noch Andeutungen von der Existenz ferneren Mesoblasts in Form von Muskelfasern vor, welche den Raum zwischen Körperwand und der Wandung des enterischen Hohlraums vor der Bildung der bleibenden Leibeshöhle durchziehen. Dieser Fasern wurde bereits beim Embryo von *Serpula* gedacht und wahrscheinlich werden sie bei den Oligochaeten durch sternförmige Zellen in der Kopfregion (im praeoralen Lappen) repräsentirt. Diese Zellen sind wohl gleicher Natur wie die amoeboiden Zellen in den Larven der Echinodermen, mancher Mollusken und anderer Formen.

Die Larvenform.

Eigentliche Larvenformen finden sich nicht bei den Oligochaeten, wo die Entwicklung so sehr abgekürzt ist. Dagegen kommen sie bei der Mehrzahl der marinen Polychaeten vor.

Sie bieten eine grosse Mannichfaltigkeit der Charaktere mit verschieden angeordneten Wimperschnüren dar. Die meisten Formen lassen sich aber mehr oder weniger ungezwungen von einer Larvenform, etwa der *Serpula* (Fig. 139 *B*) oder des *Polygordius* (Fig. 142) ableiten und die beständige Wiederkehr dieses Typus unter den Chaetopoden im Verein mit der Thatsache, dass er in vielen Punkten Aehnlichkeit mit den Larvenformen mancher Rotiferen, Mollusken und Gephyreen zeigt, lässt ihn wohl als primitive Vorfahrenform für alle diese Gruppen erscheinen.

Die wesentlichen Charaktere dieser Larvenform sind nun: 1) die Theilung des Körpers in einen grossen praeoralen Lappen und einen relativ kleinen postoralen Abschnitt, welcher den grösseren Theil des Nahrungsrohres umschliesst, und 2) der Besitz eines gekrümmten Darmcanals, welcher in Stomodaeum (Oesophagus), Magen und Enddarm zerfällt und sich durch einen ventral liegenden Mund und einen in der Nähe des hintern Körperendes gelegenen After nach aussen öffnet. Ausserdem mag noch erwähnt werden das häufige Vorhandensein 1) eines Ganglions an der Spitze des praeoralen Lappens und 2) eines grossen Hohlraums zwischen der Wandung des Darmcanals und der äusseren Haut, welcher den Ueberrest der Furchungshöhle darstellt und gewöhnlich von Muskelbändern durchzogen wird, unter denen namentlich das die Spitze des praeoralen Lappens und den Magen oder Oesophagus mit einander verbindende sehr allgemein verbreitet ist (Fig. 142).

Die Anordnung der Wimperschnüre bietet grosse Verschiedenheiten dar, obgleich sie anderseits auch für einige grosse Gruppen durchaus constant erscheint. Bei den Chaetopoden findet sich in weiter Verbreitung eine praeorale Wimperschnur, welche eine ähnliche Lage hat wie der bei den Larven der Mollusken, Rotiferen etc. bereits geschilderte Wimperkranz. Bei vielen dieser Formen ist die Schnur in Wirklichkeit doppelt, wobei die Mundöffnung zwischen ihren beiden Ringen liegt (siehe Fig. 142). Die beste Einführung in das Studium der Chaetopodenlarvenformen wird eine kurze Schilderung der Veränderungen sein, welche eine typische Larvenform beim Uebergang in den ausgewachsenen Zustand erleidet.

Zu diesem Zwecke dürfte sich keine andere Form besser eignen als die interessante Larve von *Polygordius* (siehe Agassiz, No. 332, Schneider, No. 352 und Hatschek, No. 339), welche zuerst von Lovén entdeckt und für die Larve eines gewöhnlichen Chaetopoden gehalten wurde. Ihre wahre Herkunft wurde erst von Schneider ermittelt.

In einem sehr frühen Stadium hat die Larve die Form einer abgeplatteten Kugel mit einem kleinen kegelförmigen Höcker am Hinterende (Fig. 142).

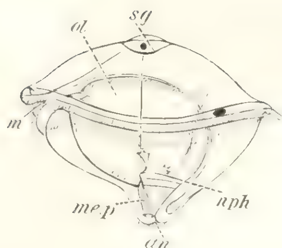


Fig. 142. *Polygordius*larve. (Nach HATSCHEK.)
m. Mund; *sg.* Oberes Schlundganglion; *nph.* Nephridium; *me. p.* Mesoblaststreifen; *an.* After; *ol.* Magen.

Rings um den Aequator ziehen sich zwei parallele Wimperschnüre[1]), zwischen denen an der Ventralseite der Mund liegt *(m)*. Die vor dem Munde liegende Wimperschnur ist stärker ausgebildet und besteht aus einer doppelten Wimperreihe. Das schmälere Wimperband hinter dem Mund scheint der (von AGASSIZ untersuchten) amerikanischen Species zu fehlen.

Der Mund führt in einen Oesophagus und dieser in einen kugelförmigen Magen *(ol)*, welcher mit einem Enddarm in Verbindung steht, der durch einen am äussersten Ende des hinteren kegelförmigen Höckers gelegenen After *(an)* nach aussen mündet. Der ganze Darmcanal ist bewimpert. Bei der amerikanischen Larvenform wird der After von einem Wimperkranz umgeben, welcher sich bei der von HATSCHEK beobachteten Form erst in einem späteren Stadium entwickelt.

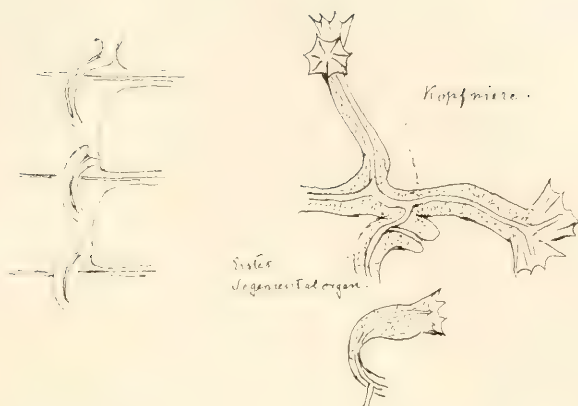
Die Anordnung der Wimperschnüre und des Darmcanals gestatten uns, an dem Embryo drei Regionen zu unterscheiden: eine praeorale, von der vorderen Wimperschnur abgegrenzte Region, eine Magenregion, in welcher der embryonale Magen liegt, und eine vom hinteren kegelförmigen Abschnitt gebildete Abdominalregion, aus welcher durch spätere Verlängerung der ganze gegliederte Theil des künftigen *Polygordius* hervorgeht.

Am Vorderende des praeoralen Lappens liegt das frühzeitig gebildete obere Schlundganglion *(sg)* (von AGASSIZ entdeckt), mit welchem ein Paar Augen und ein verzweigtes System von Nerven in Verbindung steht. Das Ganglion wird äusserlich durch eine Wimperkrone angedeutet.

Die Epidermis der Larve trägt eine zarte Cuticula und ist durch einen ansehnlichen Zwischenraum von den Wandungen des Darmcanals getrennt. Derselbe stellt eine provisorische Leibeshöhle dar, welche später durch die zwischen den beiden Mesoblastschichten auftretende bleibende Leibeshöhle ersetzt wird. Es ist fraglich, wann diese Ersetzung im Kopf stattfindet, wahrscheinlich geschieht dies sehr frühe. Das Mesoblast liegt in der gewohnten Form von zwei Streifen vor *(me. p.)* („Keimstreifen"), die sich vorne in zwei Muskelbänder fortsetzen, welche die embryonale Leibeshöhle durchziehen und sich am Vorderende des praeoralen Lappens befestigen. Ein anderes Paar contractiler Bänder geht von derselben Gegend des praeoralen Lappens zum Oesophagus.

Von einem Bauchnervenstrang ist noch keine Spur vorhanden. Das merkwürdigste Organ der Larve ist das von HATSCHEK entdeckte paarige Excretionsorgan *(nph)*. Dasselbe besteht aus einem bewimperten Canal

[1]) Diese beiden Kränze sind anfänglich (HATSCHEK) dorsal nicht vollständig geschlossen, was an den frühesten Zustand der Echinodermenlarven mit einem praeoralen und einem postoralen Wimperfeld erinnert.



Polygordius.

Entstehung der Segmentalorgane.

Hatschek. Stud. z. Entwickelungsgesch. d. Anneliden.

Arbeit. a. d. zool. Inst. z. Wien Bd. I. 78.

mit zuerst nur einer, später mehreren trichterförmigen Oeffnungen vorn in die Leibeshöhle und einer äusseren Oeffnung hinten. Es liegt unmittelbar vor dem seitlichen Mesoblaststreifen und verläuft parallel und dorsal zu dem contractilen Band, das von jenem ausgeht. Es liegt daher vor der gegliederten Region des erwachsenen *Polygordius*.

Die Veränderungen, durch welche diese eigenthümliche Larvenform den fertigen Zustand erreicht, lassen sich leicht aus den Figuren 143—148 ersehen. Sie bestehen im wesentlichen in einer Verlängerung des als Abdominalregion bezeichneten Körperabschnitts und dem Auftreten einer Gliederung im Mesoblast, und zwar schreitet die Bildung der Segmente von vorn nach hinten fort und jedes neue schiebt sich zwischen das Analende des Körpers und das letztgebildete Segment ein.

Indem der hintere Abschnitt des Körpers sich verlängert, streckt sich auch der Magen in denselben hinein und liefert das Mesenteron des Ausgewachsenen (Figg. 143, 144 und 145). Der kugelförmig erweiterte

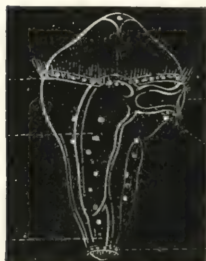


Fig. 143.



Fig. 144.



Fig. 145.

*Polygordius*larven. (Nach ALEX. AGASSIZ.)

Theil der Larve bleibt noch lange Zeit verhältnissmässig gross und setzt sich aus einem praeoralen Lappen und einem postoralen Abschnitt zusammen. Sie stellen mit einander den Kopf dar.

In relativ später Periode entsteht am Vorderende des praeoralen Lappens ein Paar von Tentakeln (Fig. 146) und schliesslich erst reducirt



Fig. 146. *Polygordius*larve. (Nach ALEX. AGASSIZ.)

sich die Grösse des Kopfes verglichen mit dem übrigen Körper, so dass der einfache Kopf des ausgebildeten Wurmes daraus entsteht (Fig. 148). Die beiden Wimperschnüre verschwinden, wobei die hintere den Anfang macht. Auch das Wimperband am hinteren Körperende atrophirt, dicht

vor ihm aber entwickelt sich der Kranz von warzenförmigen Vorragungen, mit denen sich das fertige Thier festzuheften pflegt.



Fig. 147. *Polygordius*larve. (Nach Alex. Agassiz.)

An den Seiten des Kopfes entsteht ein Paar Wimpergruben, welche Hatschek auch beim Embryo von *Criodrilus* beobachtete, wie sie überhaupt für viele Chaetopodenlarven charakteristisch sind; sie bleiben aber bei *Polygordius, Saccocirrus, Polyophthalmus* etc. das ganze Leben über bestehen. Wahrscheinlich sind es dieselben Gebilde wie die Wimpergruben von *Nemertes.*

Während der oben beschriebenen äusseren Veränderungen, durch welche die fertige Form von *Polygordius* erreicht wird, vollzieht sich auch eine Reihe innerer Umwandlungen, im wesentlichen von gleicher Natur wie bei den andern Chaetopoden, weshalb sie keiner besonderen Beschreibung bedürfen. Das Nerven-[1]) und das Muskelsystem zeigen genau dieselbe Entwicklung. Die Gliederung des Mesoblasts in Somiten kommt äusserlich nicht zum Ausdruck. Die bemerkenswerthesten Organe sind die Excretionsorgane.

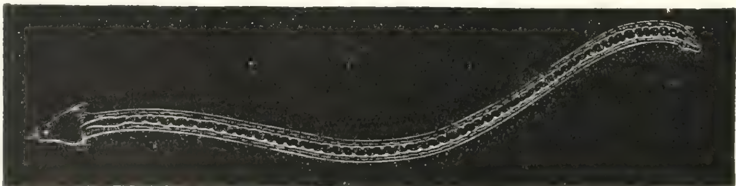


Fig. 148. *Polygordius*larve. (Nach Alex. Agassiz.)

Die wesentlichen Punkte in der geschilderten Entwicklung von *Polygordius* sind 1) die allmähliche Verlängerung und gleichzeitige Gliederung des postcephalischen Körperabschnitts, 2) die relative Grössenabnahme des praeoralen Lappens und der Uebergang desselben und der oralen Region in den Kopf und 3) die Verkümmerung der Wimperschnüre. Die Umwandlung der Larve in das fertige Thier besteht in der That hauptsächlich in der Einschiebung eines gegliederten Abschnitts zwischen den grossen, den Mund tragenden Theil des primitiven Körpers und den kleinen, den After tragenden Theil desselben [2]).

[1]) Der Bau des Bauchnervenstranges im fertigen Zustand bedarf noch genauerer Untersuchung.

[2]) Bezüglich der Ansicht von Semper in Betreff der Einschiebung neuer Segmente in der Kopfregion siehe die Anmerkung auf S. 319.

Der allgemeine Entwicklungsgang der Chaetopodenlarven ist dem oben geschilderten ähnlich, wenn wir von Einzelheiten absehen, welche jedoch ohne Zweifel manchmal von grosser Bedeutung sind. Die Geschichte der Larven lässt sich passenderweise in drei Abschnitten behandeln: — 1) Die Form der primitiven ungegliederten Larve; 2) die Anordnung der Cilien an der ungegliederten Larve und an den Larven späterer Stadien; 3) der Charakter der Metamorphose und die Entwicklung der bleibenden äusseren Organe.

Eine Larve ähnlich derjenigen von *Polygordius* mit stark entwickeltem praeoralem Lappen ist unter den Anneliden weit verbreitet.

Eine beinah identische Form zeigt *Nephthys scolopendroides* (Claparède und Metschnikoff, No. 336); *Phyllodoce* (Fig. 149) ist gleichfalls sehr ähnlich und *Saccocirrus* (Metschnikoff und Claparède, No. 336, Taf. XIII, Fig. 1), eine sehr primitive, nahe mit *Polygordius* verwandte Form, gehört offenbar demselben Typus an. Viele andere Larvenformen, wie die von *Spio fuliginosus* (Metschnikoff und Claparède, No. 336), *Terebella*, *Nerine* etc. kommen ebenso diesem Typus sehr nahe.



Fig. 149. Larve von *Phyllodoce*. (Nach Alex. Agassiz.)

Andere in Wirklichkeit ähnliche Formen erscheinen auf den ersten Blick sehr abweichend, was aber vorzugsweise nur darauf beruht, dass ihr praeoraler Lappen nie zu ansehnlicher Entwicklung gelangt. Seine Kleinheit, obwohl sie offenbar von keiner weiteren morphologischen Bedeutung ist, verleiht doch der Larve sofort ein ganz fremdartiges Aussehen.

Ein gutes Beispiel einer Larvenform mit kleinem praeoralem Lappen bietet uns *Capitella*, die bei Claparède und Metschnikoff (No. 336, Taf. XVII, Fig. 2) abgebildet ist. Auch für die Oligochaeten ist im allgemeinen eine unvollkommene Ausbildung des praeoralen Lappens charakteristisch. Das Vorhandensein eines relativ grossen Gebildes dieser Art während so langer Zeit wie bei *Polygordius* ist sehr aussergewöhnlich.

Die Anordnung der Wimpern bei den Chaetopodenlarven ist als Hilfsmittel zur Eintheilung derselben benutzt worden. Obgleich nun eine hierauf gegründete Classification keinen morphologischen Werth besitzt, so erscheinen doch die hiefür aufgestellten Bezeichnungen ganz passend. Die am meisten verwendeten Ausdrücke sind Atrochae, Monotrochae, Telotrochae, Polytrochae, Mesotrochae. Die Polytrochae lassen sich ferner unterscheiden in eigentliche Polytrochae, Nototrochae, Gasterotrochae und Amphitrochae.

Die Atrochae umfassen Formen (Fig. 139), bei denen die Larve anfänglich mit einer gleichförmigen Wimperhülle bedeckt ist, welche,

obgleich sie in der Folge an gewissen Stellen verschwinden kann, doch nicht in eine Reihe einzelner Wimperkränze zerfällt.

Die Monotrochae oder Cephalotrochae sind Larven, bei denen nur ein praeoraler Wimperkranz entwickelt ist (Fig. 150 *B*).

Die Telotrochae besitzen einen praeoralen und einen postoralen, d. h. perianalen Kranz (Fig. 150 *A*), welcher letztere manchmal die Form eines perianalen Wimperbüschels hat.

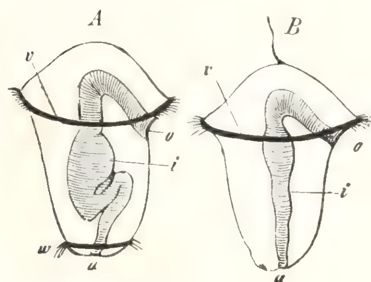


Fig. 150. Zwei Chaetopodenlarven. (Aus GEGENBAUR.)
o. Mund; *i.* Darm; *a.* After; *v.* praeoraler Wimperkranz; *w.* perianaler Wimperkranz.

Die Polytrochae sind gegliederte Larven mit vollständigen oder unvollständigen Wimperkränzen an den Segmenten des Körpers — gewöhnlich je einem Kranz auf jedem Segment — zwischen den beiden charakteristischen telotrochen Kränzen. Sind diese Kränze vollständig, so sind es eigentliche Polytrochae, stellen sie aber blos Halbringe dar, so sind es entweder Notooder Gasterotrochae. Manchmal sind auch sowohl dorsale als ventrale Halbringe vorhanden, die einander jedoch nicht entsprechen; solche Formen werden dann Amphitrochae genannt.

Bei den Mesotrochae finden sich auf der Mitte des Körpers ein oder zwei Kränze, während die charakteristischen telotrochen Kränze fehlen. — Eine Larve braucht nun aber keineswegs auf allen Altersstufen nur einer und derselben Gruppe anzugehören. Sie kann z. B. als monotroche Form beginnen, dann telotroch werden und endlich in einen polytrochen Zustand übergehen u. s. w.

Die atrochen Formen sind als Larven zu betrachten, die niemals über das Urstadium der allgemeinen Bewimperung hinauskommen, welche in anderen Fällen nur die Vorstufe zur Bildung einzelner Kränze darstellen kann. In der Regel verlieren sie ihre Wimpern schon frühe, wie z. B. *Serpula* und andere unten beschriebene Larven.

Die atrochen Larven sind nicht sehr häufig. Die folgende Darstellung einer Eunicidenlarve (wahrscheinlich von *Lumbriconereis*) nach CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF (No. 336) wird ihr allgemeines Verhalten am besten erläutern.

Im jüngsten überhaupt beobachteten Stadium hat die Larve die Form einer Kugel, an welcher der praeorale Lappen nur undeutlich abgegrenzt ist. Im Innern liegt ein kugeliger Verdauungscanal. Die Wimpern stellen ein breites mittleres Band dar, das nur an der Spitze des praeoralen Lappens und ebenso in der Umgebung des Afters einen kleinen Raum freilässt. Auf der Spitze des ersteren steht ein Büschel langer Cilien und auch das Analfeld kennzeichnet sich durch ein Wimperbüschel.

Später streckt sich die Larve in die Länge und das vordere Wimperbüschel verschwindet. Der Nahrungscanal theilt sich in den Schlund und den eigentlichen Darm. Der erstere öffnet sich (?) durch den Mund in der Mitte des mittleren Wimperbandes, der letztere im analen Wimperbüschel. Die eine Gliederung andeutenden Borsten entstehen dann successive auf dem hinteren ringförmigen, der Wimpern entbehrenden Felde. Nach der Ausbildung von zwei Segmenten verschwinden die Wimpern.

Bei *Lumbricus*, dessen Embryo vielleicht zu den Atrochae gerechnet werden sollte, bedecken die Wimpern (KLEINENBERG) einen ventralen Epiblaststreifen zwischen den beiden Mesoblaststreifen und setzen sich nach vorne fort, um einen Kranz rings um den Mund zu bilden.

Die monotrochen Larven sind nur mit dem schon erwähnten wichtigen praeoralen Wimperkranz versehen. In der Mehrzahl der Fälle sind es jedoch Uebergangsformen, die sehr bald telotroch werden; sie besitzen dann gewöhnlich einen mehr oder weniger kugelförmigen Körper, der von einem Wimperkranz in zwei nahezu gleiche Hälften geschieden wird. In einigen wenigen Fällen, z. B. *Polynoë*, *Dasychone* etc., gehen die monotrochen Charaktere nicht eher verloren, als bis alle Larvenwimpern abgeworfen werden.

Die telotrochen Formen (für welche die Figuren 144, 150 u. s. w. als Beispiele dienen mögen) können entweder 1) als Monotrochae beginnen, oder 2) von Anfang an einen telotrochen Charakter zeigen, oder 3) von atrochen Formen abstammen. Der letztere Entwicklungsgang wiederholt wahrscheinlich denjenigen der Vorfahren.

Ihre Entwicklung wird deutlich durch die von *Terebella nebulosa* erläutert (siehe MILNE-EDWARDS, No. 347). Der Embryo stellt anfangs eine nahezu kugelige bewimperte Masse dar. Dann verlängert sich das eine Ende etwas, verliert seine Wimpern und bildet, nachdem es noch zwei dorsal gelegene Augenflecken bekommen, einen praeoralen Lappen. Die Verlängerung dauert am anderen Ende fort, in dessen Umgebung ein kleiner Bezirk von Wimpern frei wird. Nun besitzt die Larve dieselben Charaktere wie die oben beschriebene atroche Eunicidenlarve. Sie besteht aus einem wimperlosen praeoralen Lappen, auf welchen ein breites Wimperband und dahinter wieder ein ringförmiges wimperfreies Feld folgt; die Mitte des letzteren aber nimmt ein perianales Wimperbüschel ein. Das ringförmige wimperfreie Feld ist wie bei der Eunicidenlarve die Körpergegend, welche sich später gliedert. Bald wird sie länger und theilt sich in zwei Segmente; dann schieben sich ein drittes, viertes und noch mehr unbewimperte Segmente successiv dicht vor dem perianalen Büschel ein, und nachdem eine gewisse Anzahl von Segmenten ausgebildet ist, treten auf einigen der hintersten kurze, mit einzelnen Borsten versehene Höcker (die Notopodien) auf, welche sich gleich den Segmenten von vorn nach hinten fortschreitend entwickeln.

Mund, After und Darmcanal sind inzwischen deutlich sichtbar geworden. Der Mund liegt hinter dem Wimperband und der After im Centrum des perianalen Büschels.

Das vordere Wimperband verkürzt sich nun und erhält lange

Wimpern. Es zieht unten dicht vor dem Munde vorüber und stellt in der That einen scharf abgegrenzten praeoralen Kranz dar, während sich die Wimpern am Hinterende zu einem ebenso deutlichen perianalen Kranz anordnen. Die Larve besitzt nun sämmtliche Charaktere einer wahren telotrochen Form.

Nur verhältnissmässig wenige Chaetopodenlarven bleiben auf dem telotrochen Zustand stehen. Dahin gehört die schon erwähnte *Terebella nebulosa* (nicht aber *Terebella conchilega*), ebenso *Polygordius*, *Saccocirrus* und *Capitella*, obgleich bei der letzteren die ganze Ventralfläche bewimpert ist.

Die Mehrzahl der anfangs telotrochen Formen wird später polytroch.

Die Wimperringe oder Halbringe der polytrochen Formen stehen meistens in gleichen Abständen, je einer auf jedem Segment. Sie treten besonders bei den an der Oberfläche schwimmenden Larven hervor und erhalten sich in seltenen Fällen auch beim erwachsenen Thier. Manchmal (z. B. bei *Nerine* und *Spio*) erscheinen die ventralen Halbringe nicht segmental angeordnet, sondern ziemlich unregelmässig über die Segmente vertheilt, so dass also nicht nothwendig ein Zusammenhang zwischen den Wimperkränzen und den Segmenten bestehen zu müssen scheint. Dies geht ferner auch aus der Thatsache hervor, dass die Wimperkränze nicht die Vorläufer der Gliederung bilden, sondern sich erst nach der Ausbildung der Segmente entwickeln und sich somit vielmehr secundär den Segmenten angepasst zu haben scheinen und nicht etwa auf dieselben vorbereiten sollen.

Bei den meisten Polytrochae sind die Kränze unvollständig, so dass sie in die Gruppen der Nototrochae und Gasterotrochae zerfallen.

Die Larve von *Odontosyllis* ist ein Beispiel der ersteren, die von *Magelona* eines der letzteren Gruppe. Die Larven von *Nerine* und *Spio*, die bereits als Beispiele einer nicht an die Segmente gebundenen Anordnung der ventralen Wimperhalbringe erwähnt wurden, sind beides amphitroche Formen.

Als Vertreter der polytrochen Formen mit vollständigen Wimperkränzen lässt sich *Ophryotrocha puerilis* anführen. Diese von Claparède und Metschnikoff entdeckte Form erhält auf jedem Segment einen vollständigen Wimperkranz, während sich der anfangs einfache praeorale Kranz später in zwei theilt. Diese Form zeichnet sich ausserdem dadurch aus, dass ihre Wimperringe auch im erwachsenen Zustand fortbestehen.

Die untergeordnete Bedeutung des Verhaltens der Wimperkränze bei den Polytrochen ergibt sich auch daraus, dass dieselben bei *Terebella nebulosa* ganz fehlen, während *Terebella conchilega* dorsale Halbringe besitzt.

Die mesotrochen Formen sind die seltensten Chaetopodenlarven und scheinen auf die Chaetopteriden beschränkt zu sein.

Ihr auffallendstes Merkmal sind ein oder zwei vollständige Wimperkränze, welche den Körper zwischen Mund und After umgürten. Ausserdem ist der ganze Körper mit kurzen Wimpern bedeckt. Der After hat eine ausgesprochen dorsale Lage und ventral davon ragt eine eigenthümliche Papille nach hinten vor.

Der gänzliche Mangel der typischen praeoralen und perianalen Kränze trennt die mesotrochen Larven sehr bestimmt von allen anderen Typen.

Ein Merkmal vieler Chaetopodenlarven ist der Besitz eines Wimperbüschels oder einer einzelnen Geissel an der Spitze des praeoralen Lappens. Ein solches Gebilde ist ausserdem noch für die Larvenformen mancher anderer Gruppen, der Turbellarien, Nemertinen, Mollusken etc. charakteristisch.

Im Vorhergehenden ist die Vermehrungsweise der Segmente bereits genügend beschrieben worden [1]).

Abgesehen von der Bildung der Segmente besteht die Larvenmetamorphose noch in der Rückbildung der Wimperkränze und anderer provisorischer Organe und in der Ausbildung der Organe des Erwachsenen.



Fig. 151. Larve von *Phyllodoce*, von der Bauchseite gesehen. (Nach ALEX. AGASSIZ.)

Die grosse Mannichfaltigkeit in der Beschaffenheit der Anhangsgebilde der Chaetopoden macht es unmöglich, diesen Theil ihrer Entwicklungsgeschichte systematisch zu behandeln.

Auch die Art der Entwicklung dieser Anhänge ist nicht constant, so dass es schwierig erscheint, daraus Schlüsse in Betreff der Urform zu ziehen, von welcher die vorhandenen Typen der Anhänge abzuleiten wären.

In sehr vielen Fällen zeigen die ersten Anlagen der Fussstummel keinerlei Andeutung einer Trennung in Noto- und Neuropodium, während anderwärts (z. B. bei *Terebella* und *Nerine*, Fig. 152) zuerst das Notopodium und erst später ganz unabhängig davon das Neuropodium auftritt

Häufig erscheinen die Borsten, bevor noch irgend welche Spuren der Parapodien sichtbar sind (z. B. *Lumbriconereis)*, während in

[1]) Es ist von SEMPER (No. 355) nachdrücklich hervorgehoben worden, dass einige der vordersten Segmente, die zu dem von ihm im Gegensatz zum Rumpfe als Kopfregion bezeichneten Abschnitt gehören, zwischen den Rumpf und den Kopf eingeschoben würden. Die allgemeinen, auf Beobachtungen über Knospungsvorgänge gestützten Beweise, die er beibringt, lassen sich hier nicht näher erörtern. Das specielle Beispiel aber, das er (auf MILNE-EDWARDS' [No. 347] Beobachtungen fussend) für die Einschiebung von die Kiemen tragenden Kopfsegmenten bei *Terebella* anführt, scheint mir nach MILNE-EDWARDS' eigenem Bericht gar nicht hieher zu passen; und dass es ganz unbegründet ist, geht vollends deutlich aus den sorgfältigen Beobachtungen von CLAPARÈDE an *Terebella conchilega* hervor, wo, wie er nachwies, die fraglichen Segmente schon von Anfang an vorhanden sind.

anderen Fällen das Gegentheil stattfindet. Die Kiemen treten in der Regel zuletzt auf.

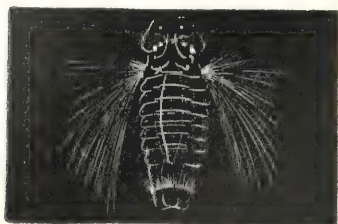


Fig. 152. Larve von *Nerine*, mit provisorischen Borsten. (Nach ALEX. AGASSIZ.)

Und nicht allein die Art und Weise der Ausbildung der Fussstummel, sondern auch die Zeit ihres Auftretens ist bei den einzelnen Gruppen ausserordentlich verschieden. Das Erscheinen der Borsten kann die erste äussere Andeutung der Gliederung sein oder aber die Anlagen der Parapodien können auch erst entstehen, wenn schon eine grosse Zahl von Segmenten bestimmt ausgebildet ist.

Zahlreiche Chaetopodenlarven sind mit sehr langen provisorischen Borsten versehen (Fig. 152 und 153). Dieselben sitzen gewöhnlich

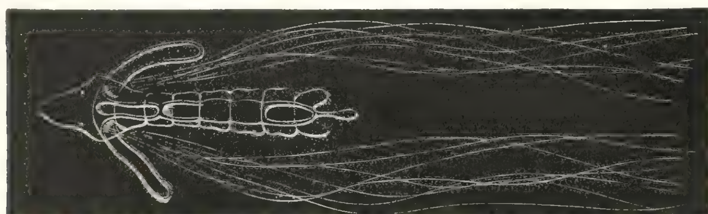


Fig. 153. Chaetopodenembryo mit provisorischen Borsten. (Nach ALEX. AGASSIZ.)

zu beiden Seiten des vorderen Körperabschnittes, unmittelbar hinter dem Kopf, manchmal aber auch auf dem hinteren Theil des Körpers. In einigen Fällen (z. B. Fig. 153) stellen sie die einzigen Anhangsgebilde des Leibes dar. ALEX. AGASSIZ hat darauf hingewiesen, dass solche Borsten, die man bei lebenden Chaetopoden nirgends antrifft, für die fossilen Formen charakteristisch sind. Aehnliche Borsten finden sich auch bei den chaetopodenartigen Larven mancher Brachiopoden (*Argiope*, Fig. 136).

Man fühlt sich versucht, anzunehmen, dass die langen, von der Oralregion entspringenden provisorischen Borsten nichts anderes seien als die Anhangsgebilde, welche von den ungegliederten Vorfahren der jetzigen Chaetopoden ererbt wurden. CLAPARÈDE hat demgemäss die Chaetopodenlarven in die zwei grossen Gruppen der Metachaetae und Perennichaetae getheilt, je nachdem sie provisorische Borsten besitzen oder nicht.

In Betreff des Kopfes und seiner Anhänge ist bereits dargelegt worden, dass ersterer von Anfang an vom praeoralen Lappen und der peristomialen Region gebildet wird.

Die embryologischen Thatsachen widersprechen der Ansicht, dass die praeorale Region, sei es ein Segment vertrete, sei es aus mehreren Segmenten zusammengesetzt sei, welche denen des Rumpfes gleich-

werthig wären. Dagegen kann man die embryonale Peristomialregion in gewissem Sinne als das erste Segment auffassen. Ihre Beziehungen zu den darauffolgenden Segmenten werden beim Erwachsenen häufig mehr oder weniger modificirt. Die praeorale Region wird bei den meisten Larven durch den bereits beschriebenen Wimperkranz nach hinten abgegrenzt. Vor diesem Kranze liegen auf der Dorsalseite des praeoralen Lappens die Augen und von ihm kann eine wechselnde Zahl von Fortsätzen entspringen, welche zu Antennen oder Kopftentakeln werden. Die Zahl und Lage derselben variirt ausserordentlich. Sie treten als einfache Fortsätze auf, manchmal paarweise, manchmal auch auf beiden Seiten alternirend. Häufig ist ein medianer unpaarer Tentakel vorhanden.

Die Entstehung des medianen Tentakels bei *Terebella*, wo sich im fertigen Zustand eine grosse Anzahl ähnlicher Tentakel findet, ist merkwürdig genug, um specielle Erwähnung zu verdienen; siehe MILNE-EDWARDS, CLAPARÈDE u. s. w. Er kommt lange vor allen übrigen Tentakeln als einfache vordere Verlängerung des praeoralen Lappens zum Vorschein und enthält einen parenchymatösen Hohlraum, welcher mit der Perivisceralhöhle in offener Verbindung steht. Bald darauf schnürt er sich an seiner Basis theilweise vom praeoralen Lappen ab, fährt aber dabei zu wachsen fort, bis er völlig die halbe Länge des übrigen Körpers erreicht hat. Eine sehr charakteristische Abbildung der Larve auf diesem Stadium geben CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF, Taf. XVII, Fig. 1 *E*. Jener Tentakel gleicht nun auffallend dem Larvenrüssel von *Balanoglossus* und man kann sich kaum der Folgerung verschliessen, dass beides homologe Gebilde seien.

Eine andere merkwürdige Kopfbildung, welche besondere Aufmerksamkeit verdient, ist der Kiemenapparat der Serpuliden.

Bei *Dasychone (Sabella)* entsteht derselbe (CLAPARÈDE und METSCHNIKOFF, No. 336) als ein Paar membranöser flügelförmiger Organe an der Dorsalseite des praeoralen Lappens unmittelbar vor dem Wimperkranz. Jedes derselben theilt sich sodann in zwei Strahlen und andere beginnen nun an der Ventralseite der bereits vorhandenen hervorzusprossen. Später entsteht eine knorplige Axe in diesen Strahlen und bald darauf sprossen neue Strahlen unregelmässig aus dem Knorpelskelet hervor.



Fig. 154. Larve von *Spirorbis*. (Nach ALEX. AGASSIZ.)
Der erste unpaare Tentakel (*t*) wird auf der rechten Seite sichtbar. Hinter dem praeoralen Wimperkranz folgt der grosse Kragen.

Bei *Spirorbis spirillum* kommt, wie ALEX. AGASSIZ beobachtete, der rechte Kiemententakel (Fig. 154, *t*) zuerst, darauf der linke und später der unpaare Operculartentakel zum Vorschein, welcher den rechten ursprünglichen Tentakel bedeckt. Der dritte und vierte Tentakel entstehen successive auf beiden Seiten und verzweigen sich rasch in den späteren Stadien.

Was die Sinnesorgane betrifft, so sei erwähnt, dass die Augen oder jedenfalls die Pigmentflecken des Kopfes beim Embryo im allgemeinen zahlreicher sind als beim Erwachsenen und dass sie in der Regel den Larven der Sedentaria zukommen, obgleich sie diesen Formen im fertigen Zustand fehlen. Somit durchlaufen die Sedentaria ein Larvenstadium, in welchem sie den Errantia gleichen.

Paarige Gehörbläschen von provisorischem Charakter wurden bei der Larve von *Terebella conchilega* im vierten Segment hinter dem Munde an der Ventralseite des Körpers gefunden (CLAPARÈDE).

Mitraria. Eine eigenthümliche Chaetopodenlarve, die sogenannte *Mitraria*, deren Metamorphose von METSCHNIKOFF bearbeitet worden ist, bedarf noch einer besonderen Erwähnung.

Diese Form (Fig. 155 *A*) lässt sich trotz ihres sonderbaren Aussehens doch leicht auf den normalen Larventypus zurückführen.

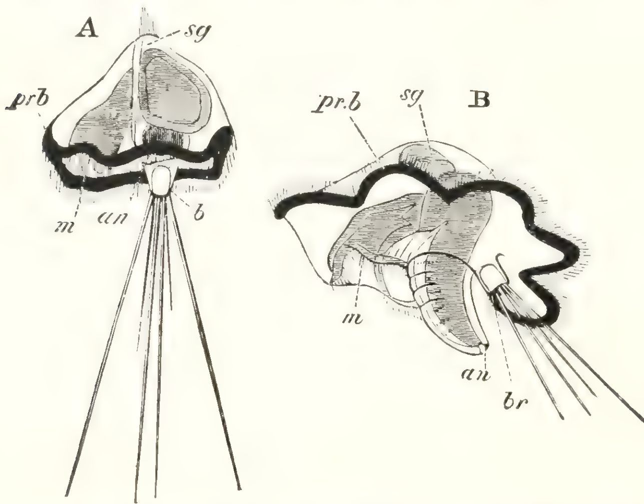


Fig. 155. Zwei Entwicklungsstadien von *Mitraria*. (Nach METSCHNIKOFF.)
m. Mund; *an*. After; *sg*. Oberes Schlundganglion; *b*. u. *br*. provisorische Borsten; *pr.b*. praeorale Wimperschnur.

Mund und After (Fig. 155 *A*, *m* und *an*) liegen nahe beisammen innerhalb eines Vorhofes, dessen Rand von einem einfachen oder lappigen Wimperkranz umgürtet ist. Die Körperform ist im ganzen die eines Kegels, dessen Basis von der Einsenkung des Vorhofs eingenommen wird, während auf seiner Spitze ein Wimperbüschel *(sg)* sitzt. Ein Paar seitlicher Lappen *(br)* trägt provisorische Borsten. Der Nahrungscanal besteht aus den drei gewöhnlichen Abschnitten: Oesophagus, Magen und Darmrohr.

Um diese Form mit einer normalen Chaetopodenlarve zu vergleichen, braucht man blos anzunehmen, dass der Darmcanal abnorm gekrümmt ist, so dass sich die postorale Bauchfläche auf den kleinen Raum zwischen

Mund und After reducirt hat. Der den Vorhof umgrenzende Wimperkranz ist nichts anderes als die gewöhnliche praeorale Wimperschnur, welche nur auf dem sehr stark erweiterten Rande des praeoralen Lappens sitzt. Die Spitze der Larve stellt das Vorderende des praeoralen Lappens mit dem gewohnten Wimperbüschel dar. Die beiden Lappen mit provisorischen Borsten liegen in Wirklichkeit dorsal und nicht am Hinterende.

Die Richtigkeit dieser Erklärung ergibt sich unzweifelhaft aus der Metamorphose.

Die erste Veränderung besteht in der Einsenkung einer Hautfalte zwischen Mund und After gegen den Darm hin, welcher sich zu gleicher Zeit bedeutend verlängert und die Axe einer kegelförmigen Vorragung bildet, die sich bald darauf gliedert und dadurch als Anlage des Rumpfes kennzeichnet (Fig. 155 *B*). In Folge dieser Umgestaltung des Körpers erhalten der praeorale Lappen und sein Wimperkranz ein Aussehen, das demjenigen derselben Gebilde bei *Polygordius* nicht sehr unähnlich ist. An der bewimperten Spitze des praeoralen Lappens gehen aus einer paarigen Epiblastverdickung die oberen Schlundganglien *(sg)* hervor. Mit dem Fortschreiten der Metamorphose werden der praeorale Lappen und sein Wimperkranz allmählich reducirt und schliesslich verschwinden sie wie gewöhnlich, während sich der Rumpf verlängert und Borsten bekommt. Die dorsal liegenden Fortsätze mit den provisorischen Borsten bestehen noch eine Zeit lang, bilden sich aber schliesslich auch zurück. Dann baut sich der junge Wurm eine Röhre und erweist sich damit als normaler tubicoler Chaetopode.

Die Entwicklung der Organe.

Von einigen wenigen Organen abgesehen beschränkt sich unsere Kenntniss von der Entwicklung der Organe bei den Chaetopoden auf Untersuchungen an Oligochaeten.

Der Embryo der Oligochaeten hat eine mehr oder weniger kugelige Gestalt, streckt sich aber bald in die Länge, wird gegliedert und erhält einen entschiedenen Wurmcharakter. Die Ventralfläche bleibt jedoch verglichen mit der dorsalen noch längere Zeit hindurch ausgesprochen convex.

Der ventral gelegene Mund wird von einer deutlich abgesetzten Lippe umgeben und vor demselben liegt ein kleiner praeoraler Lappen.

Das Epiblast. Die Epiblastzellen platten sich mit dem Beginn des Gastrulastadiums bedeutend ab und stellen nach Beendigung der Invagination eine Hülle von flachen Zellen dar, die nur in der Nachbarschaft der Mesoblaststreifen dicker erscheinen (Fig. 141 *B* und *C*). Für die Polychaeten scheint sich wenigstens aus den Schilderungen mehrerer Forscher zu ergeben, dass die Cuticula vom Chorion abstamme, — eine Folgerung, der man sich nur schwer anzuschliessen vermag, die aber jedenfalls weiterer Bestätigung bedarf.

Nervensystem. Das wichtigste vom Epiblast abstammende Organ ist das Nervensystem, dessen Herkunft von diesem Keimblatt zuerst durch KOWALEVSKY (No. 342) festgestellt wurde.

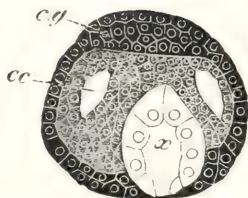


Fig. 156. Querschnitt durch den Kopf eines jungen Embryos von *Lumbricus trapezoides*. (Nach Kleinenberg.)
cg. Kopfganglion; *cc.* Kopftheil der Leibeshöhle; *x.* Oesophagus.

Dasselbe entsteht[1]) (Kleinenberg, No. 341) aus zwei ursprünglich ganz selbständigen Gebilden, nämlich aus der Anlage 1) der oberen Schlundganglien und 2) des Bauchnervenstranges. Die erstere nimmt ihren Ursprung aus einer unpaarigen dorsalen Epiblastverdickung am Vorderende des Kopfes (Fig. 156, *cg*), welche zwei Verlängerungen nach unten und hinten entsendet, um sich mit dem Bauchstrang zu vereinigen. Dieser entsteht in Form zweier getrennter Epiblastverdickungen, eine zu jeder Seite der ventralen Längsfurche (Fig. 157, *Vg*). Bald aber vereinigen sich dieselben unterhalb der Furche in der Medianlinie und werden, nachdem sie sich in segmental angeordnete Ganglien und Zwischenganglienstrecken gesondert haben, vom Epiblast abgedrängt. Sowohl die oberen Schlundganglien als der Bauchstrang werden von einer Lage des somatischen Mesoblasts umhüllt. Die Vereinigung der beiden Haupttheile des Centralnervensystems findet erst verhältnissmässig spät statt.

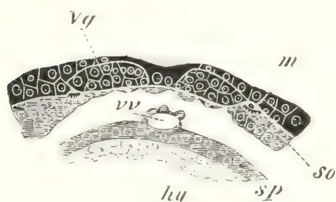


Fig. 157. Querschnitt durch einen Theil der ventralen Leibeswand eines Embryos von *Lumbricus trapezoides*. (Nach Kleinenberg.)
m. Längsmuskeln; *so.* somatisches Mesoblast; *sp.* splanchnisches Mesoblast; *hy.* Hypoblast; *Vg.* Bauchnervenstrang; *vv.* Bauchgefäss.

Das Mesoblast. Unsere Kenntniss von den Schicksalen des Mesoblasts verdanken wir hauptsächlich Kowalevsky (No. 342) und Kleinenberg (No. 341). Die wichtigsten Erscheinungen an demselben sind 1) die Spaltung des Mesoblasts in eine splanchnische und eine somatische Schicht mit der Leibeshöhle zwischen denselben, und 2) die Quertheilung des Mesoblasts im Körper in einzelne Somiten.

Der erstere Process nimmt seinen Anfang in der Mesoblastcommissur des Kopfes, wo er zur Entstehung eines Paares von Hohlräumen führt, die von einer dünnen somatischen und einer dicken splanchnischen Schicht begrenzt werden (Fig. 156, *cc*); von da dehnen sie sich allmählich rückwärts in den Körper hinein aus (Fig. 141 *C, pp*). Hier jedoch geht der horizontalen Spaltung des Mesoblasts seine Theilung in Somiten voraus. Diese beginnt bereits zu der Zeit, wo die Mesoblaststreifen noch zwei scharf von einander getrennte breite Säulen darstellen. Letztere zerfallen von vorn nach hinten fortschreitend in nahezu würfelförmige Körper, in deren Mitte jedesmal bald eine Höhlung erscheint. Der Hohlraum in jedem einzelnen Somiten wird offenbar von vier Wänden begrenzt: 1) von einer äusseren, der

[1]) In Betreff der Einzelheiten siehe das Capitel über das Nervensystem.

somatischen, welche am dicksten ist, 2) einer inneren, der splanchnischen, und 3) und 4) von einer vorderen und hinteren Wand. Die aneinandergrenzenden vorderen und hinteren Wände je zweier Somiten verschmelzen unter sich und bilden die queren Dissepimente des Erwachsenen, welche später sehr dünn und an mehreren Stellen durchbohrt werden, so dass die einzelnen Abtheilungen der Leibeshöhle mit einander in Verbindung kommen. Die Somiten selbst, anfangs auf ein kleines Gebiet der Ventralseite beschränkt, nehmen allmählich an Umfang zu, bis sie oben und unten mit denen der andern Seite zusammentreffen und vollständige Ringe bilden (Fig. 157), deren splanchnisches Blatt *(sp)* sich der Darmwand, deren somatisches Blatt *(so)* sich dem Epiblast innig anlegt. Bei *Polygordius* und wahrscheinlich auch bei *Saccocirrus* und anderen Formen vereinigen sich die Höhlen in den Somiten beider Seiten nicht mit einander; die Scheidewände, welche zwischen denselben bestehen bleiben, stellen dann dorsale und ventrale Mesenterien dar. Die beiden Höhlen in der Kopfcommissur verschmelzen dorsal, öffnen sich aber ventral in das erste Somit des Rumpfes.

Die Mesoblastmassen des Kopfes sind wahrscheinlich nicht als ein den Somiten des Rumpfes gleichwerthiges Paar von Segmenten aufzufassen, sondern nur als Mesoblastabschnitt des praeoralen Lappens, von dem im Vorhergehenden so vielfach die Rede war. In dieser Hinsicht sind KLEINENBERG's Beobachtungen von grosser Bedeutung, da sie zeigen, dass die Kopfhöhlen nur das vorderste Ende der eigentlichen Leibeshöhle bilden.

Das splanchnische Blatt der Kopfhöhle liefert die Musculatur des Oesophagus.

Das somatische Blatt der Rumpfsomiten verwandelt sich in die Musculatur der Leibeswand und die äussere Peritonealschicht der Leibeshöhle. Der Theil des Muskelsystems, welcher sich zuerst ausbildet, ist der ventrale Längsmuskelstreifen, der beiderseits des Nervensystems dicht unter der Epidermis entsteht (Fig. 157, *m*). Wie sich später ausserhalb dieser Muskeln die Ringmuskelschicht entwickelt, wurde nicht beobachtet.

Aus dem splanchnischen Blatt der Rumpfsomiten gehen die Muskel- und Bindegewebswandung des Mesenterons und die Wandungen der Gefässstämme hervor. Das Bauchgefäss tritt zuerst (KOWALEVSKY) als solide Zellmasse auf, welche erst später sich aushöhlt. Nach KOWALEVSKY und VEJDOVSKY entsteht das Rückengefäss bei *Lumbricus* und *Criodrilus* durch Verschmelzung zweier lateraler Gefässe — eine Eigenthümlichkeit, die wahrscheinlich durch die spät erfolgende Ausdehnung des Mesoblasts in die Dorsalgegend zu erklären ist.

Es ist immer noch zweifelhaft, aus welcher Schicht die Taschen für die Borsten und die Segmentalorgane entspringen. Erstere sollen nach KOWALEVSKY (No. 342) Epiblasteinstülpungen sein, HATSCHEK aber (No. 339) hält sie für Producte des Mesoblasts. Bezüglich der

Entwicklung der Segmentalorgane verweise ich den Leser auf das Capitel über das Excretionssystem.

Bei den marinen Polychaeten sind die Geschlechtsorgane unzweifelhaft mesoblastischen Ursprungs, indem sie in der Regel vom Peritonealepithel abstammen, besonders von dem die Gefässstämme bekleidenden Abschnitt desselben.

Darmcanal. Bei *Lumbricus* entsteht die Darmhöhle während des Gastrulastadiums. Das Hypoblast von *Criodrilus* dagegen hat anfangs noch kein Lumen, erhält aber sehr bald ein solches. Bei *Euaxes* endlich, wo sich eine wahre epibolische Gastrula findet, wird das Mesenteron zuerst durch eine solide Masse von Dotter- (d. h. Hypoblast-)zellen repräsentirt. Indem die innersten davon aufgelöst werden, entsteht ein Hohlraum. Das Protoplasma der denselben auskleidenden Dotterzellen verschmilzt dann zu einer continuirlichen vielkernigen Schicht, welche stellenweise Dottermassen enthält. Diese werden allmählich aufgesogen und nun zerfällt die protoplasmatische Wandung des Mesenterons in ein cylindrisches Drüsenepithel gleich demjenigen anderer Typen.

Bei *Lumbricus* und *Criodrilus* wird der Blastoporus zum bleibenden Mund, bei *Euaxes* dagegen entsteht ein neuer Mund oder besser ein Stomodaeum durch eine Epiblasteinstülpung zwischen den Vorderenden der beiden Mesoblaststreifen. Hieraus geht der Oesophagus hervor, während sich bei *Lumbricus trapezoides* und *Criodrilus*, wo die Mundöffnung anfänglich von Hypoblast ausgekleidet wird, das Epiblast bald soweit einstülpt, dass es bis in die Schlundgegend reicht. Das splanchnische Mesoblast der Kopfregion umgibt später den Oesophagus und indem einige seiner Zellen zwischen diejenigen des angrenzenden Epiblasts hineindringen, geben sie einer dicken Wand für diesen Abschnitt des Darmrohres den Ursprung, wobei die ursprünglichen Epiblastzellen auf eine dünne Membran reducirt werden. Diese Mesoblastwandung grenzt sich scharf gegen die Muskelwand nach aussen davon ab, welche gleichfalls vom splanchnischen Mesoblast gebildet wurde.

Der After kommt erst spät zur Ausbildung.

Generationswechsel.

Unter den Chaetopoden zeigt eine ansehnliche Zahl die Erscheinung des Generationswechsels, der in gleicher Weise wie bei den Coelenteraten im allgemeinen secundär durch die Knospung oder Theilung veranlasst worden ist.

Der Vorgang der Theilung besteht wesentlich in dem Zerfallen eines Individuums in zwei Zooide in Folge der Ausbildung einer Theilungszone zwischen zwei alten Segmenten, welche sich differenzirt in 1) eine Analzone vorn, die zum Analabschnitt des vorderen Zooids wird, und 2) eine Kopfzone hinten, aus welcher der Kopf und einige der nächstfolgenden Segmente des hinteren Zooids hervorgehen. Die Analzone ist durch abermaliges Wachsthum und successive Glie-

derung im stande, eine unbegrenzte Zahl neuer Segmente zu erzeugen.

Bei *Protula Dysteri* findet, wie HUXLEY gezeigt hat, eine einfache Theilung in zwei Individuen auf die beschriebene Weise statt. Die geschlechtliche Fortpflanzung tritt nicht zur gleichen Zeit ein wie die Vermehrung durch Theilung, sondern beide neu entstandenen Zooide sind einander ganz gleich und vermehren sich erst später auf geschlechtlichem Wege.

Bei den Süsswasserformen *Nais* und *Chaetogaster* kommt eine ziemlich ähnliche Erscheinung vor. Durch anhaltendes Wachsthum in den Analzonen und die Bildung neuer Theilungszonen, so oft sich vor einer Analzone vier bis fünf neue Segmente eingeschoben haben, werden complicirte Ketten von aneinanderhängenden Zooiden erzeugt, die sämmtlich nur aus einer geringen Anzahl von Segmenten bestehen. So lange der Spaltungsprocess fortdauert, werden keine Geschlechtsproducte entwickelt; schliesslich aber zerfällt die ganze Kette, die Einzelindividuen hören auf, neue Knospen zu bilden, und entwickeln statt dessen bedeutend zahlreichere Segmente, als sie bisher besassen, und vermehren sich dann auf geschlechtlichem Wege. Die aus den Eiern hervorgehenden Formen wiederholen dann abermals die Erscheinung der Knospenbildung u. s. w., und so vollzieht sich der ganze Cyklus [1]).

Die bisher erwähnten Vorgänge lassen sich noch kaum als Fälle von Generationswechsel auffassen. Bei einigen Typen ist jedoch der Process noch weiter differenzirt. Bei *Syllis* (QUATREFAGES) findet die Theilung in der Weise statt, dass die älterliche Form in zwei Stücke zerfällt, von denen nur das hintere nach seiner Ablösung Geschlechtsorgane erhält, während das vordere ungeschlechtliche Zooid immer neue geschlechtliche Zooide durch Theilung hervorzubringen fortfährt. Auch bei *Myriani a*, wo eine ganze Kette von Zooiden entsteht, scheint die Ausbildung von Geschlechtsstoffen auf die durch Knospung erzeugten Individuen beschränkt zu sein.

Syllis und *Myrianida* stellen augenscheinlich schon ganz typische Beispiele von Generationswechsel dar, aber ein noch zutreffenderes Vorkommniss bietet uns *Autolytus* (KROHN, No. 343, und AGASSIZ, No. 333).

Bei *Autolytus cornutus* wächst der unmittelbar aus dem Ei hervorgegangene älterliche Stock auf etwa 40 bis 45 Segmente heran und erzeugt dann durch Theilung, nachdem meist zwischen dem 13. und 14. Ring eine Theilungszone entstanden war, ein neues Zooid am Hinterende. Dieses entwickelt sich vollständig zu einem fertigen männlichen oder weiblichen Thier und löst sich dann vom älterlichen Stocke ab, von dem es sich in wesentlichen Punkten unterscheidet. Ueberdies weichen Männchen und Weibchen bedeutend von einander ab. Beim weiblichen Zooid gelangen die Eier in eine Art Bruttasche,

[1]) In gewissem Maasse können jedoch auch die Vermehrung durch Knospung und die Bildung der Geschlechtsproducte ineinandergreifen.

wo sie ihre Entwicklung durchmachen und zu ungeschlechtlichen Stöcken werden. Sobald die Jungen ausgeschlüpft sind, stirbt das Weibchen ab. Der ungeschlechtliche Stock verlängert sich nach Abgabe des ersten geschlechtlichen Zooids abermals und erzeugt durch Knospung ein zweites Zooid u. s. w., ohne jemals Geschlechtsorgane zu bekommen.

Die Lebensgeschichte einiger Arten der Gattung *Nereis* zeigt sehr merkwürdige Besonderheiten, die noch nicht ganz aufgeklärt sind.

Wie MALMGREN zuerst nachgewiesen hatte, können ungeschlechtliche Exemplare von verschiedenen *Nereis*arten die Charaktere von *Heteronereis* erlangen und geschlechtsreif werden.

Die Metamorphose von *Nereis Dumerilii* wurde von CLAPARÈDE untersucht, der hiebei auf einige sehr eigenthümliche Erscheinungen stiess. Er fand, dass diese Species in zwei verschiedenen geschlechtlichen Generationen der *Nereis*form und in zwei verschiedenen geschlechtlichen Generationen der *Heteronereis*form existirt.

Die eine durch ihre geringe Grösse ausgezeichnete geschlechtliche *Nereis* ist diöcisch, die andere, von METSCHNIKOFF entdeckt, hermaphroditisch.

Die geschlechtlichen *Heteronereis*formen sind beide diöcisch, die eine ist aber klein und schwimmt an der Oberfläche, während die andere grössere am Grunde des Meeres lebt.

In welchen Beziehungen diese verschiedenen Generationen zu einander stehen, ist noch nicht ausgemacht, aber CLAPARÈDE verfolgte wenigstens den Uebergang grosser ungeschlechtlicher Individuen der *Nereis*form in die grosse (geschlechtliche) *Heteronereis*form.

LITERATUR.

332) ALEX. AGASSIZ. „On the young stages of a few Annelids." *Annals Lyceum Nat. Hist. of New York*, Vol. VIII. 1866.

333) ALEX. AGASSIZ. „On the embryology of Autolytus cornutus and alternations of generations, etc." *Boston Journal of Nat. History*, Vol. VII. 1859—1863.

334) W. BUSCH. *Beobachtungen über Anat. u. Entwickl. einiger wirbelloser Seethiere*, 1851.

335) ED. CLAPARÈDE. *Beobachtungen über Anat. u. Entwickl. wirbelloser Thiere an der Küste der Normandie.* Leipzig, 1863.

336) ED. CLAPARÈDE u. E. METSCHNIKOFF. „Beiträge zur Kenntniss über Entwicklungsgesch. der Chaetopoden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIX. 1869.

337) E. GRUBE. *Untersuchungen über Entwickl. der Anneliden.* Königsberg, 1844.

338) B. HATSCHEK. „Beiträge zur Entwickl. u. Morphol. der Anneliden." *Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien*, Vol. LXXIV. 1876.

339) B. HATSCHEK. „Studien über Entwicklungsgesch. der Anneliden." *Arbeiten aus d. zoolog. Institute der Univers. Wien. Von C. Claus.* Heft III. 1878.

340) TH. H. HUXLEY. „On hermaphrodite and fissiparous species of tubicolar Annelidae (Protula)." *Edinburgh New Phil. Journal*, Vol. I. 1855.

341) N. KLEINENBERG. „The development of the earthworm, Lumbricus trapezoides." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879. *Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoides.* Napoli, 1878.

342) A. KOWALEVSKY. „Embryolog. Studien an Würmern u. Arthropoden." *Mém. Acad. Pétersbourg.* Series VII, Vol. XVI. 1871.

343) A. KROHN. „Ueber die Erscheinungen bei der Fortpflanzung von Syllis prolifera u. Autolytus prolifer." *Archiv f. Naturgesch.*, 1852.

344) R. Leuckart. „Ueber d. Jugendzustände ein. Anneliden, etc." *Archiv f. Naturgesch.*, 1855.

345) S. Lovén. „Beobachtungen über d. Metamorphose von Anneliden." *Wiegmann's Archiv*, 1842.

346) E. Metschnikoff. „Ueber d. Metamorphose einiger Seethiere (Mitraria)." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXI. 1871.

347) M. Milne-Edwards. „Recherches zoologiques." *Ann. Sciences Natur.* III. Serie, Vol. III. 1845.

348) J. Müller. „Ueber d. Jugendzustände einiger Seethiere." *Monatsber. d. k. Akad. Wiss. Berlin*, 1851.

349) Max Müller. „Ueber d. weitere Entwickl. von Mesotrocha sexoculata." *Müller's Archiv*, 1855.

350) Quatrefages. „Mémoire sur l'embryogénie des Annélides." *Ann. Sciences Natur.* III. Serie, Vol. X. 1848.

351) M. Sars. „Zur Entwickl. der Anneliden." *Archiv f. Naturgesch.*, Vol. XI. 1845.

352) A. Schneider. „Ueber Bau u. Entwickl. von Polygordius." *Müller's Archiv*, 1868.

353) A. Schneider. „Entwickl. u. system. Stell. d. Bryozoen u. Gephyreen (Mitraria)." *Arch. f. mikr. Anat.*, Vol. V. 1869.

354) M. Schultze. *Ueber die Entwicklung von Arenicola piscatorum u. anderer Kiemenwürmer.* Halle, 1856.

355) C. Semper. „Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. III. 1876—1877.

356) C. Semper. „Beiträge z. Biologie d. Oligochaeten." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. IV. 1877—1878.

357) M. Stossich. „Beiträge zur Entwicklung d. Chaetopoden." *Sitzungsber. d. k. k. Akad. Wiss. Wien*, Bd. LXXVII. 1878.

358) R. v. Willemoes-Suhm. „Biolog. Beobachtungen über niedrige Meeresthiere." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI. 1871.



XIII. CAPITEL.

DISCOPHORA[1]).

Die Eier der Discophoren sind jedes in eine zarte Membran eingeschlossen und werden zusammen von einer Art Schleimkapsel umhüllt, die aus einer zur Kapsel oder zum Cocon verhärteten Secretion der Haut gebildet wurde. In jedem Cocon liegt, von Eiweiss umgeben, eine beschränkte Zahl von Eiern, und die Cocons selbst werden an Wasserpflanzen etc. angeheftet. Bei *Clepsine* verlassen die Embryonen schon bald, nachdem sie die Eihaut abgestreift haben, auch den Cocon, während sie bei *Nephelis* noch längere Zeit (27 bis 28 Tage nach dem Ausschlüpfen) in demselben verweilen. Die jungen Clepsinen heften sich nach ihrem Freiwerden an der Bauchfläche ihrer Mutter fest.

Unsere Kenntniss von der Entwicklung der Discophoren ist noch in sehr unbefriedigendem Zustande, genügt aber doch, um erkennen zu können, dass sie Vieles mit der Entwicklung der Oligochaeten gemein hat und dass also die Discophoren nahe mit den Chaetopoden verwandt sind. *Clepsine* zeigt eine epibolische Gastrula und darauf werden wie bei *Euaxes* Mesoblaststreifen gebildet. Bei *Nephelis* dagegen verläuft die Furchung sehr abnorm und die Entstehung der Keimblätter lässt sich nicht leicht auf den Typus der eingestülpten Gastrula zurückführen, obgleich sie wahrscheinlich durch Abänderung eines solchen Typus entstanden ist. Auch bei dieser Form kommen Mesoblaststreifen gleich denen der Oligochaeten vor.

Die Embryologie von *Clepsine*, welche als Typus für die Egel ohne Kiefer (die Rhynchobdellidae) gelten mag, wurde kürzlich von WHITMAN (No. 365), diejenige von *Nephelis*, welche die Egel mit Kiefern (die Gnathobdellidae vertritt, von BÜTSCHLI (No. 359)

[1]) Die Discophoren (Hirudineen) zerfallen in folgende Gruppen:

I. Rhynchobdellidae.
II. Gnathobdellidae.
III. Branchiobdellidae.

bearbeitet. Die ersten Stadien sind freilich für beide Formen nur unvollständig bekannt geworden[1]).

Bildung der Keimblätter.

Clepsine. Es erscheint nothwendig, eine vollständige Schilderung der Furchung von *Clepsine* zu geben, da sonst die Bildung ihrer Keimblätter unverständlich bleiben würde.

Die Furchung beginnt mit dem Zerfall des Eies in zwei ungleiche Kugeln, indem eine verticale Theilungsebene vom animalen nach dem vegetativen Pol hindurchgeht. Durch eine zweite verticale Theilungsebene wird das grössere Segment in zwei ungleiche, das kleinere in zwei gleiche Theile gespalten. Von den so entstandenen vier Segmenten sind drei relativ klein und nur das eine am Hinterende gelegene gross. Aus jedem derselben geht zunächst am animalen Pol eine kleine Zelle hervor. Diese kleinen Zellen bilden den Anfang des Epiblasts und in ihre Mitte kommt später nach WHITMAN der Mund zu liegen. Eine solche Lage des Mundes am animalen Pol ist jedoch äusserst ungewöhnlich, weshalb die Angaben über diesen Punkt noch fernerer Bestätigung bedürfen.

Das hintere grosse Segment theilt sich nun in zwei, von denen das eine dorsal, das andere grössere ventral liegt. Jenes werde ich mit WHITMAN als Neuroblast, dieses als Mesoblast bezeichnen. Der Mesoblast theilt sich bald darauf abermals. Während der Bildung des Neuro- und Mesoblasts gehen neue kleine Epiblastzellen aus den drei Kugeln hervor, welche die drei primitiven Epiblastzellen geliefert hatten und welche wir nun Dotterkugeln nennen können.

Der Neuroblast theilt sich sodann in zehn Zellen, von denen zwei kleinere bald in Epiblastzellen zerfallen, während sich die übrigen acht in zwei Gruppen von je vieren jederseits des Hinterrandes der Epiblastdecke anordnen. Die beiden Mesoblasten nehmen ihre Lage gleichfalls rechter- und linkerseits unmittelbar ventralwärts von den vier Neuroblasten jeder Seite. Nun beginnen die Neuro- und Mesoblasten an ihrem Vorderrande sich zu vermehren und jederseits unterhalb der lateralen Kante der Epiblastdecke einen dicken Zellstreifen zu erzeugen, welcher aus einer oberflächlichen vierfachen[2]) Reihe von Neuroblasten, die von den vier primären Neuroblasten abstammen, und einer tieferen Reihe von Mesoblasten besteht. Diese zusammengesetzten Streifen können wir die Keimstreifen nennen.

Das allgemeine Aussehen des Embryos von der Dorsalseite nach dem Auftreten der beiden Keimstreifen ist aus Fig. 158 *A* ersichtlich. Die Epiblastdecke ist schraffirt dargestellt. Diese breitet sich nun gemeinsam mit den Keimstreifen sehr rasch aus und umschliesst die drei Dotterkugeln durch einen Vorgang, welcher der Entstehung einer gewöhnlichen epibolischen Gastrula durchaus entspricht; nur das Vorder- und Hinter-

[1]) HOFFMANN's Darstellung (No. 361) weicht so sehr von derjenigen der übrigen Forscher ab, dass ich keinen Gebrauch davon zu machen im stande war.

[2]) Nach ROBIN findet sich in der Regel nur eine dreifache Reihe von primären Neuroblasten.

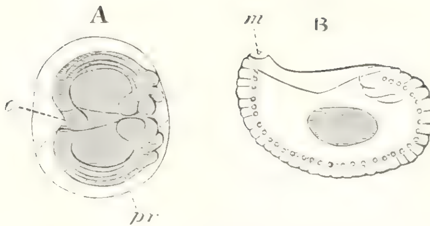


Fig. 158. Zwei Ansichten der Larve von *Clepsine*. (Nach Whitman.)
o. Orales Ende; *m*. Mund; *pr*. Keimstreifen.
A. Diese Figur zeigt das (schraffirte) Blastoderm mit verdicktem Rande, der von den Primitiv- (d. h. Mesoblast-) Streifen mit den vier sogenannten Neuroblasten am Hinterende gebildet wird. Die Dotterkugeln sind unschraffirt gelassen.
B stellt einen Embryo dar, dessen Blastoderm den Dotter umschlossen und an welchem die Theilung in Segmente begonnen hat. Am Hinterende zeigen sich die sogenannten Neuroblasten, welche den Abschluss des Keimstreifens bilden.

ende der Keimstreifen bleibt thatsächlich stationär. In Folge dieser Wachsthumsweise begegnen sich die Ränder der Epiblastdecke und der Keimstreifen in einer längs der Ventralfläche des Embryos verlaufenden Linie (Fig. 159 *A* und *B*). Die Keimstreifen stossen zuerst vorn aufeinander *(B)*, von wo aus sich ihre Vereinigung nach hinten fortsetzt. Der ganze Vorgang ist ungefähr zur Zeit des Auskriechens vollendet.

Während dieser Veränderungen treten die Kerne der Dotterkugeln an die Oberfläche und theilen sich rasch. Schliesslich scheinen sie mit einem Theil des Protoplasmas der Dotterkugeln eine Schicht von Hypoblastzellen zu bilden, welche die in Dotter umgewandelten Reste der Dotterkugeln umschliesst.

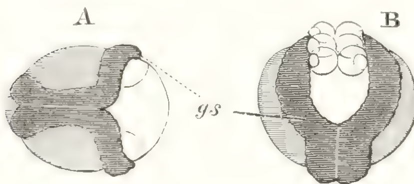


Fig. 159. Zwei Embryonen von *Clepsine*, bei denen die Keimstreifen theilweise längs der Ventrallinie vereinigt sind. (Nach Robin.)
gs. Keimstreifen.
Die von Epiblast bedeckte Fläche ist schraffirt. Die sogenannten Neuroblasten am Ende der Keimstreifen sind in *B* dargestellt.

Am Vorderende der Keimstreifen, an der Stelle der vier ursprünglichen Epiblastzellen treten zwei Einsenkungen auf, die sich mit einander vereinigen, um die einfache Mundeinstülpung zu bilden, in deren Centrum jedoch erst Mund und Pharynx aus einer zweiten Epiblasteinstülpung hervorgehen.

Der wichtigste Punkt im weiteren Fortgang dieser Entwicklung ist das Schicksal der als Keimstreifen bezeichneten Gebilde. Nach Whitman bestehen sie aus zweierlei Zellen, nämlich aus vier Reihen kleinerer oberflächlicher Zellen, die er Neuroblasten, und wenigstens in den späteren Stadien aus einer Reihe tieferer grosser Zellen, die er Mesoblasten nennt. Was das spätere Verhalten dieser Zellen betrifft, so gibt er an, dass die in der Medianlinie sich vereinigenden Neuroblasten die Anlage der Bauchganglienkette bildeten, während die Mesoblasten gleichfalls verschmölzen und das Mesoblast lieferten. Eine derartige Entstehung der ventralen Ganglienkette kommt aber, so viel ich weiss, im ganzen Thierreich nicht wieder vor, und leider hat es Whitman nicht für nöthig gehalten, in seiner Arbeit die Beweise für seine Behauptung anzugeben, dass aus den fraglichen Zellen wirklich das Nervensystem hervorgehe. Er bildet einen

Querschnitt mit den acht Neuroblastzellen in der ventralen Medianlinie ab, und im nächsten von ihm beschriebenen Stadium ist das Nervensystem bereits in einzelne Ganglien getheilt! Das erste Stadium, in welchem das sogenannte Nervensystem die Gestalt einer einfachen Reihe von acht Zellen hat, weicht durchaus von jeder Anlage dieses Systems ab, wie man sie gewöhnlich bei den Chaetopoden antrifft, und nicht eine einzige Uebergangsform wird zwischen diesem Stadium und dem mit der Bauchganglienkette beschrieben oder abgebildet. WHITMAN, dessen Ansichten durch eine eigenthümliche und meiner Meinung nach irrthümliche Theorie von RAUBER über das Verhältniss der Nervenrinne der Wirbelthiere zum Blastoporus beeinflusst gewesen zu sein scheinen, ist sich offenbar gar nicht bewusst, dass seine Angaben über das Schicksal seiner Neuroblasten jeder speciellen Begründung entbehren.

Er bezeichnet die Bildung dieser Theile bei *Euaxes* (siehe das vorhergehende Capitel, S. 310) als derjenigen bei *Clepsine* ähnlich. Dieser Vergleich dürfte wohl ganz zutreffend sein, aber das Ergebniss desselben müsste vielmehr dahin gehen, dass seine Neuro- und Mesoblasten zusammen einen Mesoblaststreifen ähnlich dem der Oligochaeten darstellen. So lange nicht von WHITMAN oder einem anderen Forscher bessere Gründe zur Stütze der Ansicht beigebracht werden, dass die sogenannten Neuroblasten an der Bildung des Nervensystems irgend welchen Antheil nehmen, müssen wir sie meiner Ansicht nach als Gebilde auffassen, die verbunden mit den Mesoblasten zwei einfache Mesoblaststreifen repräsentiren. KOWALEVSKY theilte überdies ganz kurz mit, er habe sich davon überzeugt, dass das Nervensystem bei *Clepsine* aus dem Epiblast hervorgehe — eine Angabe, die sich jedenfalls nicht mit WHITMAN's Darstellung in Einklang bringen lässt.

Nephelis. Als Typus der Gnathobdellidae wähle ich *Nephelis*. Zwar ist die Furchung dieser Form noch nicht ganz aufgeklärt, aber BÜTSCHLI's (No. 359) Beobachtungen sind wahrscheinlich ziemlich zuverlässig.

Das Ei theilt sich in zwei und dann in vier Segmente, von denen zwei um ein Geringes kleiner sind als die andern. Nun entstehen vier kleine Zellen als erster Anfang des Epiblasts. Drei derselben gingen durch Knospung aus den beiden grösseren und einer kleineren der vier ersten Zellen, die vierte aber durch spätere Theilung aus einer der grösseren Zellen hervor [1]). Die drei Zellen, welche zur Bildung der Epiblastzellen beitrugen, liefern abermals je eine kleine Zelle und die so entstandenen Zellen ordnen sich zu einer unter dem Epiblast liegenden Schicht an, welche den Anfang des Hypoblasts darstellt, während die grösseren Zellen, aus denen sie hervorgingen, zu Dotterkugeln werden. Bald nach der Bildung des Hypoblasts theilt sich auch die eine grosse Zelle, welche sich bis dahin passiv verhalten hatte, in zwei, deren eine nach einander noch zwei kleine Epiblastelemente liefert.

Die beiden grossen aus der Theilung der anfangs passiven Kugel hervorgegangenen Zellen theilen sich nun an der gegenüberliegenden Seite

[1]) WHITMAN hat gegen die obenstehende Schilderung des Ursprungs der vier Epiblastzellen Zweifel erhoben.

des Embryos nochmals und bilden daselbst eine Epiblastschicht, so dass jetzt auf der einen Seite des Embryos (nach Robin auf der ventralen) eine aus sechs, auf der andern eine aus vier Zellen bestehende Epiblastschicht liegt. Die beiden Schichten berühren sich am Vorderrande des Embryos und zwischen ihnen liegen die drei grossen Dotterkugeln. Indem jene Epiblastzellgruppen nun rasch zunehmen, breiten sie sich allmählich über diese Dotterkugeln aus, lassen aber doch, ausser wo sie am Vorderrand zusammenstossen, einen grossen Theil des Randes der Dotterkugeln unbedeckt.

Während sich diese Veränderungen äusserlich vollzogen, nahmen auch die Hypoblastzellen an Zahl zu (wahrscheinlich lieferten überdies die drei grossen Dotterkugeln noch neue Zellen), so dass sie nun in säulenförmiger Gestalt einen Raum einnehmen, der hinten von den drei grossen Dotterkugeln und vorn von dem Epiblast am Vorderende des Embryos begrenzt wird. Zu beiden Seiten ist die Anlage des Mesoblasts entstanden, wahrscheinlich in Form von zwei lateralen Streifen. Der Ursprung der sie zusammensetzenden Zellen ist aber noch nicht ermittelt. Im nächsten Stadium ordnen sich die Hypoblastzellen rings um einen centralen archenterischen Hohlraum, nehmen gleichzeitig sehr rasch an Zahl zu und erfüllen sich mit einer secundären Ablagerung von Nahrungsdotter. Kurz darauf entstehen ein Mund und ein dickwandiger Oesophagus wahrscheinlich aus einer Epiblasteinstülpung. Das Mesoblast stellt nun zwei gekrümmte laterale Streifen zu beiden Seiten des Embryos dar, welche offenbar den Mesoblaststreifen der Chaetopoden entsprechen. Die drei Dotterkugeln, immer noch in erheblichem Maasse vom Epiblast nicht bedeckt, liegen am Hinterende des Körpers. Der Embryo wächst sehr rasch, besonders vorne, und die drei Dotterkugeln werden nun von einer Schicht abgeplatteter Epiblastzellen umschlossen. Rings um den Oesophagus entsteht ein von Muskelfasern durchzogener Hohlraum. Am Kopfabschnitt, der sich mit Wimpern bedeckt, ragt namentlich die dorsale Hälfte vor, welche einen rudimentären praeoralen Lappen darstellt. Die Wimpern der Mundgegend setzen sich in das Lumen des Oesophagus und später, wie bei *Lumbricus*, auch längs der Medianlinie der Bauchfläche nach hinten fort.

Die Mesoblaststreifen scheinen sich nach Bütschli's Beobachtungen, welche durch Kleinenberg's Untersuchungen an *Lumbricus* bestätigt werden, dorsal vom Oesophagus bis in die Kopfregion zu verlängern. Hinten stossen sie auf die grossen Dotterkugeln, von denen Kowalevsky annahm, dass sie jenen den Ursprung gäben und somit dieselbe Rolle spielten wie die grossen Mesoblasten bei *Lumbricus*. Es wurde jedoch bereits gezeigt, dass die Bedeutung der grossen Zellen bei *Lumbricus* übertrieben worden ist, und Bütschli spricht ihnen für *Nephelis* geradezu jeden Antheil an der Bildung des Mesoblasts ab. Es ist in der That zu vermuthen, dass sie den drei Dotterkugeln von *Clepsine* homolog sind und dass ihre eigentliche Function darin besteht, das Hypoblast zu liefern. Sie bleiben noch längere Zeit am Hinterende des Körpers sichtbar, zerfallen aber schliesslich in kleinere Zellen, deren Schicksal unbekannt ist.

Der Embryo von *Hirudo* scheint sich nach Robin's Untersuchungen

fast genau auf dieselbe Weise zu entwickeln wie *Nephelis*. Jedoch ist das Vorderende desselben nicht bewimpert und die drei grossen hinteren Zellen verschwinden relativ frühe.

Allgemeine Geschichte der Larve.

Die Larve von *Clepsine* ist in dem Stadium, wo sich die Mesoblaststreifen längs der Ventrallinie vereinigt haben, in Fig. 158 *B* dargestellt. Man erkennt, dass sie bereits gegliedert ist; der Process vollzog sich *pari passu* mit der ventralen Verschmelzung der Mesoblaststreifen. Die Segmente entstehen von vorn nach hinten fortschreitend wie bei den Chaetopoden. Die Dorsalfläche ist eben und kurz, die ventrale stark convex. Um diese Zeit verlässt der Embryo seine Kapsel und heftet sich an seiner Mutter fest. Er streckt sich bedeutend in die Länge, und da seine dorsale Seite rascher wächst als die ventrale, so wird jene mit der Zeit zur convexen Fläche. Schliesslich entstehen dreiunddreissig postorale Segmente, von denen die letzten acht verschmelzen, um den hinteren Saugnapf zu bilden.

Nephelis und *Hirudo* zeigen im allgemeinen nahezu dieselbe Entwicklung der Leibesform wie *Clepsine*. Der Embryo geht aus der kugeligen in eine ovale und endlich in eine wurmförmige Gestalt über. Bezüglich genauerer Einzelheiten wird der Leser auf ROBIN's Arbeit verwiesen.

Das Vorhandensein einer wohlentwickelten Vorragung über dem Oesophagus, welche das Rudiment eines praeoralen Lappens darstellt, ist bereits als für den Embryo von *Nephelis* charakteristisch erwähnt worden; bei *Clepsine* ist nichts derart zu finden.

Geschichte der Keimblätter und Entwicklung der Organe.

Das Epiblast besteht aus einer einzigen Lage von Zellen und scheidet sehr frühe eine Cuticula aus, welche offenbar ganz unabhängig von der Eihaut entsteht. Sie erhebt sich zu einer Reihe von Querringen, welche jedoch mit den eigentlichen Somiten des Mesoblasts gar nichts zu thun haben.

Das Nervensystem stammt wahrscheinlich vom Epiblast ab, allein sein Ursprung bedarf noch fernerer Untersuchungen. Der Bauchstrang zerfällt in eine Reihe von Ganglienknoten, welche anfangs den Somiten des Mesoblasts genau entsprechen. Später aber verwachsen vier oder vielleicht nur drei derselben mit einander, um das untere Schlundganglion zu bilden, während sich sieben oder acht im hinteren Saugnapf vereinigen.

Aus BÜTSCHLI's Darstellung scheint hervorzugehen, dass das obere Schlundganglion wie bei den Oligochaeten unabhängig vom Bauchnervenstrang entsteht.

Mesoblast. Es wurde bereits angedeutet, dass das Mesoblast sowohl bei *Nephelis* als bei *Clepsine* wahrscheinlich aus den zwei Mesoblaststreifen hervorgehe, die sich in der ventralen Medianlinie

vereinigen. Das weitere Schicksal dieser Streifen ist aber noch sehr ungenügend bekannt. Sie gliedern sich von vorn nach hinten fortschreitend. Die dabei entstehenden Somiten wachsen dorsalwärts und schliessen sich endlich in der Rückenlinie zusammen. Die Septen zwischen den Somiten bilden sich wohl auf gleiche Weise wie bei den Oligochaeten.

Bei *Clepsine* sollen sich nach KOWALEVSKY die Mesoblaststreifen in ein somatisches und ein splanchnisches Blatt spalten, zwischen denen die sogenannten Lateralsinus entstehen. Diese Sinus bilden aber nach WHITMAN einen einfachen continuirlichen, das Darmrohr umgebenden Hohlraum, eine Art Rohr, das somit nur unbedeutend von der gewöhnlichen Leibeshöhle der Chaetopoden abweicht. Das somatische Blatt des Mesoblasts liefert ohne Zweifel die Rings- und Längsmuskelschicht des Embryos. Die erstere soll früher auftreten, während die letztere wie bei den Oligochaeten zuerst an der Ventralseite zum Vorschein kommt.

Eine zarte, vorzugsweise aus transversalen, aber auch aus longitudinalen Fasern bestehende Musculatur scheint sich bei *Nephelis* und *Hirudo* unabhängig von den Mesoblaststreifen zu entwickeln (RATHKE, LEUCKART, ROBIN und BÜTSCHLI). Sie geht augenscheinlich aus gewissen sternförmigen Zellen hervor, die man zwischen der Darmwandung und der Haut beobachtet und die wahrscheinlich dem System contractiler Fasern entsprechen, welche bei den Larven der Chaetopoden, verschiedener anderer Würmer und Mollusken durch die Furchungshöhle hindurch zwischen Leibeswand und Darmcanal ausgespannt sind [1]).

Aus dem Mesoblast entwickeln sich ausser den bereits erwähnten Theilen die Excretions- und die Geschlechtsorgane, das Gefässsystem u. s. w.

Excretionsorgane. In den Embryonen von *Nephelis* und *Hirudo* findet man gewisse merkwürdige provisorische Excretionsorgane, deren Ursprung und Geschichte noch nicht völlig aufgeklärt ist. Bei *Nephelis* erscheinen sie als ein (nach ROBIN, No. 364) oder als zwei (nach BÜTSCHLI, No. 359) aufeinanderfolgende Paare von zusammengeknäuelten Röhren an der Dorsalseite des Embryos, welche dem letztgenannten Autor zufolge aus den zerstreuten Mesoblastzellen unter der Haut entstehen sollen. In vollster Entfaltung erstrecken sie sich nach ROBIN von dicht hinter dem Kopf bis fast zum hinteren Saugnapf. Jede Röhre hat die Form eines U mit nach vorn gekehrter Oeffnung, dessen beide Schenkel wieder je aus zwei vorn unter sich vereinigten Röhren bestehen. Eine äussere Mündung ist nicht mit Sicherheit nachgewiesen. SEMPER glaubte, die Röhren hingen mit den drei hinteren Dotterkugeln zusammen, was sich jedoch nicht be-

[1]) Nach ROBIN soll sich dieses Muskelsystem allmählich vergrössern und in das bleibende System umwandeln. RATHKE anderseits gibt an, dass es nur provisorisch sei und von den aus den Mesoblastsomiten entstehenden Muskeln verdrängt werde. Es lässt sich aber auch denken, dass es vielleicht ohne weiteres in dem letzteren System aufgeht.

stätigt hat. FÜRBRINGER[1]) neigt nach seinen eigenen Beobachtungen zu der Ansicht, dass sie sich lateral öffnen. Sie enthalten eine klare Flüssigkeit.

Für *Hirudo* hat LEUCKART (No. 362) drei ähnliche paarige Organe beschrieben und ihren Bau eingehend geschildert. Sie liegen im hinteren Körperabschnitt; jedes beginnt mit einer Erweiterung, von welcher sich eine zusammengeknäuelte Röhre eine Strecke weit nach hinten fortsetzt; dann wendet sie sich nach vorn und biegt sich endlich auf sich selbst zurück, um nach aussen zu münden. Der vordere Abschnitt ist in eine Art labyrinthisches Netzwerk aufgelöst.

Die eigentlichen Segmentalorgane finden sich in einer bestimmten Anzahl der Segmente und entwickeln sich (nach WHITMAN) aus Gruppen von Mesoblastzellen. Ihre Entstehung bedarf jedoch weiterer Aufklärung.

Eine Doppelreihe kolossaler Zellen auf beiden Seiten des Körpers ist von WHITMAN bei *Clepsine* beschrieben worden, der sie von den Mesoblastzellen abstammen lässt. Diese Zellen (Fig. 158 *B*), von ihm Segmentzellen genannt, liegen den Rändern der Septen gegenüber. Die innere Reihe soll mit den Segmentalorganen in Zusammenhang stehen. Ihr späteres Schicksal ist unbekannt und WHITMAN vermuthet nur, dass sie die Mutterzellen der Hoden seien.

Der Darmcanal besteht ursprünglich aus zwei Theilen, dem epiblastischen Stomodaeum, welches Mund, Pharynx und Oesophagus liefert, und dem hypoblastischen Mesenteron. Der After entsteht erst sehr spät als einfache Durchbrechung dicht über dem hinteren Saugnapf.

Bei *Clepsine*, wo sich eine epibolische Gastrula findet, wird die Anlage des Mesenterons anfänglich von den drei Dotterkugeln gebildet, an deren Oberfläche sich dann, wie bereits erwähnt, eine die centrale Dottermasse umschliessende wahre Hypoblastschicht differenzirt. Der so entstandene mesenterische Sack wird durch das Hereinwachsen der Mesoblastsepten in eine Reihe von Lappen abgetheilt, während der hinterste Abschnitt eine enge und zuerst sehr kurze, durch den After nach aussen mündende Röhre darstellt.

Der lappige Abschnitt wird beim Erwachsenen zu dem mit Seitentaschen versehenen Magen; letztere entsprechen in Folge ihrer Entstehungsweise natürlich den einzelnen Segmenten. Im fertigen Zustand ist jedoch der vorderste Lappen in Wirklichkeit doppelt und zeigt zwei Abtheilungen für die beiden von ihm erfüllten Segmente, während der hinterste der lappigen Abschnitte, welcher sich bekanntlich parallel mit dem Rectum nach hinten erstreckt, aus fünf segmentalen Aussackungen zusammengesetzt ist. In Verbindung mit dem Stomodaeum entwickelt sich ein vorstreckbarer Pharynx.

[1]) *Morphologisches Jahrbuch*, Vol. IV, p. 676. Er nennt die Röhre ausserdem „feinverzweigt und netzförmig verästelt“; ob er dies aber selbst beobachtet hat, ist nicht ganz klar.

Bei *Hirudo* und *Nephelis* zeigt das Mesenteron von Anfang an die Form eines Sackes und die ihn zusammensetzenden Zellen liefern erst secundär eine Ablagerung von Nahrungsdotter. Die ferneren Veränderungen sind im Grunde dieselben wie bei *Clepsine*. Bei *Hirudo* ist die hinterste Aussackung des Magens ursprünglich unpaarig. Die Kiefer entstehen ungefähr gleichzeitig mit den Augen als Vorragungen an der Wand der Mundhöhle.

LITERATUR.

359) O. Bütschli. „Entwicklungsgeschichtl. Beiträge (Nephelis)." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIX. 1877.

360) E. Grube. *Untersuchungen über d. Entwicklung d. Anneliden.* Königsberg, 1844.

361) C. K. Hoffmann. „Zur Entwicklungsgeschichte d. Clepsineen." *Niederländ. Archiv f. Zool.*, Vol. IV. 1877.

362) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten (Hirudo)*, Vol. I, p. 686 ff.

363) H. Rathke. *Beitr. zur Entwicklungsgesch. d. Hirudineen.* Leipzig, 1862.

364) Ch. Robin. *Mém. sur le Développement embryogénique des Hirudinées.* Paris, 1875.

365) C. O. Whitman. „Embryology of Clepsine." *Quart. Journ. of Microsc. Science*, Vol. XVIII. 1878.

[Siehe auch C. Semper (No. 355) und Kowalevsky (No. 342) hinsichtlich einzelner Beobachtungen.]

XIV. CAPITEL.

GEPHYREA[1]).

Für unsere embryologischen Zwecke erscheint es passend, die Gephyreen in zwei Gruppen zu scheiden, nämlich 1) die Gephyrea nuda oder die eigentlichen Gephyreen und 2) die Gephyrea tubicola, welche nur durch die Gattung *Phoronis* vertreten werden.

GEPHYREA NUDA.

Furchung und Entwicklung der Keimblätter.

Für die Gephyreen ist eine embolische oder epibolische Gastrula charakteristisch, deren Blastoporus in manchen Fällen wenigstens *(Phascolosoma, Thalassema)* zum bleibenden Mund zu werden scheint.

Bonellia. Bei *Bonellia* (Spengel, No. 370) ist die Furchung inaequal, aber vollständig, und das Ei zeigt wie bei vielen Mollusken u. s. w. schon vor ihrem Beginn den Gegensatz zwischen einem protoplasmatischen und einem Dotterpol. Das Ei theilt sich zuerst in vier gleiche Segmente, die alle aus denselben Elementen bestehen wie das ursprüngliche Ei. Nun schnüren sich am animalen Pol vier kleine, ausschliesslich aus Protoplasma gebildete Zellen durch eine äquatoriale Furche ab, um sich bald in die Zwischenräume zwischen den grossen Kugeln einzulagern. Aus diesen knospen hierauf abermals vier kleine Zellen hervor und die acht kleinen Zellen theilen sich noch einmal. Durch fortgesetzte Theilung der vorhandenen und Entstehung neuer kleiner Zellen aus den grossen Kugeln kommt es zur Bildung einer ganzen Schicht von kleinen Zellen, welche die vier grossen Kugeln bis auf einen engen Blastoporus am vegetativen Eipol vollständig umhüllt (Fig. 160 *A*). Die grossen Kugeln liefern auch fortan noch kleinere Zellen, die nun aber nicht mehr eine oberfläch-

[1]) Ich halte mich hier an die nachstehende Eintheilung der Gephyreen:

I. Gephyrea nuda { 1) Inermia.
{ 2) Armata.

II. Gephyrea tubicola *(Phoronis)*

liche Lage einnehmen, sondern sich innerhalb der Schicht kleiner Zellen anordnen und das Hypoblast darstellen (Fig. 160 *B*). Die kleinen Zellen werden zum Epiblast, das sich jedoch am Blastoporus nach innen krümmt (Fig. 160 *B*) und eine Schicht von Zellen abgibt, welche als ununterbrochene Lage zwischen Epi- und Hypoblast einzudringen und das Mesoblast zu bilden scheint. Nun schliesst sich der Blastoporus und seine Lagebeziehung zu den späteren Theilen des Embryos ist leider nicht ermittelt worden.

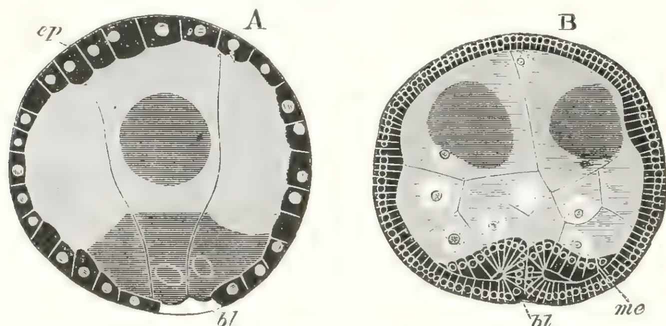


Fig. 160. Epibolische Gastrula von *Bonellia*. (Nach SPENGEL.)
A. Die vier Hypoblastzellen sind fast ganz eingeschlossen.
B. Die Bildung des Mesoblasts hat begonnen, indem die Lippen des Blastoporus sich nach innen umschlagen.
ep. Epiblast; *me*. Mesoblast; *bl*. Blastoporus.

Bei *Phascolosoma* (SELENKA, No. 369) zerfällt das von einer porösen Zona radiata umschlossene Ei in zwei ungleiche Kugeln, von denen die kleinere sich sofort in zwei und dann in vier Zellen theilt. Darauf findet eine Invagination statt, welche die Mitte hält zwischen dem embolischen und dem epibolischen Typus. Die kleinen Zellen, deren Anzahl durch Beiträge von der grossen Kugel zugenommen hat, theilen sich und wachsen um die letztere herum. Diese hat sich aber inzwischen gleichfalls getheilt und die daraus hervorgegangenen Zellen bilden auf der einen Seite einen kleinen Sack, der sich durch den Blastoporus nach aussen öffnet, während sie auf der andern die Furchungshöhle ausfüllen und zum Mesoblast und den Blutkörperchen werden. Der Blastoporus geht in den bleibenden Mund über.

Larvenformen und Entwicklung der Organe.

Bei den Gephyrea inermia zeigt die Larve in der Regel (*Thalassema*, *Echiurus*) die Charaktere einer Trochosphaera und nähert sich ganz besonders der typischen Form der *Polygordius*larve, die vielfach als LOVÉN's Larve bezeichnet wird. Bei *Bonellia* hat sich diese Larvenform weniger vollkommen erhalten.

Echiurus. Die jüngste uns bekannte Larve von *Echiurus* (SALENSKY, No. 368) besitzt alle typischen Merkmale einer Trochosphaera (Fig. 161). Sie ist mit Wimpern bedeckt und zerfällt in einen prae-

oralen Lappen und einen postoralen Abschnitt von nahezu gleichen Dimensionen. Diese beiden Körperabschnitte werden wie bei der *Polygordius*larve durch einen doppelten Wimperkranz von einander geschieden, zwischen dessen beiden Ringen sich der Mund *(m)* öffnet. Der Darmcanal zerfällt in ein Stomodaeum mit ventraler Oeffnung, einen grossen Magen und einen kurzen, mit terminalem After *(an)* endigenden Darm. Als Verbindung des Oesophagus mit der Spitze des praeoralen Lappens ist der gewöhnliche contractile Strang vorhanden, an dessen Insertionsstelle sich eine Epiblastverdickung befindet, wahrscheinlich die Anlage eines oberen Schlundganglions. SALENSKY schreibt der Larve auch den Besitz eines Bauchnervenstranges zu, jedoch sind seine Beobachtungen darüber nicht ganz befriedigend.

Die Metamorphose ist vom Verlust des Schwimmvermögens begleitet und besteht in der Vergrösserung des postoralen Körperabschnittes unter gleichzeitigem Zurücktreten des praeoralen Lappens, der jedoch dauernd als cylindrischer Rüssel bestehen bleibt. Schon frühe bildet sich an seiner Ventralseite eine Rinne, welche hinten dicht vor dem Munde endigt. Die Wimperringe verschwinden allmählich während der Metamorphose.

Von den ferneren äusserlichen Veränderungen sind am wichtigsten das baldige Auftreten 1) eines Borstenkranzes am Analende und 2) eines Paares ventraler Borsten am vorderen Abschnitt des Körpers. Der den ausgewachsenen *Echiurus* auszeichnende vordere Borstenkranz erscheint erst in einer späteren Periode.

Von inneren Veränderungen ist am frühesten die Bildung der analen respiratorischen Schläuche zu bemerken. Mit dem Wachsthum des hinteren Körpertheils verlängert sich auch das Darmrohr und erhält seine spiralige Windung.

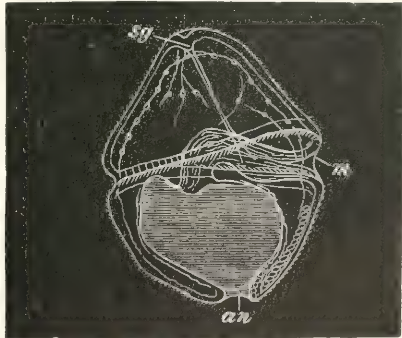


Fig. 161. Larve von *Echiurus*. (Nach SALENSKY.)
m. Mund; *an*. After; *sg*. Oberes Schlundganglion (?).

Bonellia. Der Embryo von *Bonellia* wird noch innerhalb des Eies und unter Beibehaltung seiner Kugelgestalt mit einem äquatorialen Wimperkranz ausgerüstet, hinter welchem bald ein zweiter engerer Kranz auftritt, während sich vor dem ersten ein Paar Augenflecken ausbilden (Fig. 162 *A*). Nach dem Ausschlüpfen verlängert sich der Embryo sehr rasch, flacht sich zugleich dorso-ventral ab und erhält einen vollständigen Wimperüberzug (Fig. 162 *B*). Nach SPENGEL gleicht er um diese Zeit in Form und Lebensweise einem rhabdocoelen Turbellar. Doch erscheint das Vorderende etwas angeschwollen und zeigt eine Andeutung eines praeoralen Lappens.

Während dieser Veränderungen haben sich wichtige Fortschritte in der Ausbildung der Organe aus den Keimblättern vollzogen.

Das Epiblast erhält eine oberflächliche Cuticula, welche vielleicht direct von der Dotterhaut abstammt. Auch das Nervensystem entwickelt sich, wahrscheinlich aus dem Epiblast. Zuerst kommt das strangförmige obere Schlundganglion zum Vorschein, das wohl jedenfalls aus dem Epiblast hervorgeht. Etwas später wird der Bauchnervenstrang sichtbar, seine ersten Entwicklungsstadien sind aber nicht genau beobachtet worden. Er hängt mit dem supraoesophagealen Strang zusammen, welcher den Oesophagus vollständig umgürtet, ohne eine besondere dorsale Verdickung zu zeigen. Nachdem sich der Bauchstrang ganz vom Epiblast abgelöst hat, differenzirt sich in demselben eine centrale fibröse Masse, während die lateralen Theile aus Ganglienzellen bestehen, in deren Anordnung eine Zusammensetzung aus zwei lateralen Hälften angedeutet ist. Jedoch sind keine Ganglienknoten vorhanden.

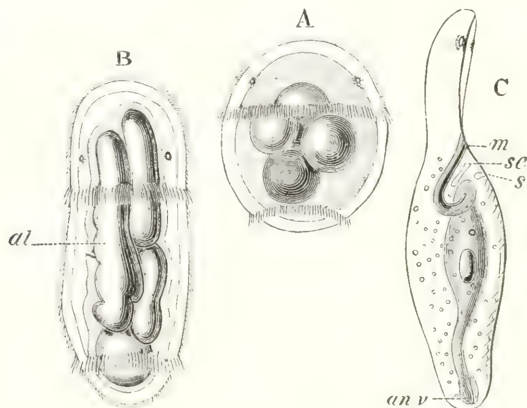


Fig. 162. Drei Entwicklungsstadien von *Bonellia*. (Nach SPENGEL.)
A. Larve mit zwei Wimperkränzen und zwei Augenflecken.
B. Reife Larve von der Dorsalfläche.
C. Junge weibliche *Bonellia* von der Seite.
al. Darmcanal; *m*. Mund; *se*. provisorisches Excretionsgefäss; *s*. Bauchhaken; *an.v*. Analblase.

Das Mesoblast zeigt, obschon anfänglich sehr dünn, doch bald eine Differenzirung in ein splanchnisches und ein somatisches Blatt, ohne dass jedoch beide durch eine Leibeshöhle scharf von einander geschieden würden. Das somatische Blatt wird rasch dicker und verbreitert sich lateralwärts, so dass zwei Bänder entstehen, die dorsal und ventral durch schmale dünnere Bänder verbunden sind. Die äussersten Partien jedes dieser Bänder differenziren sich zu einer oberflächlichen Rings- und einer tieferen Längsmuskelschicht. Im praeoralen Lappen erlangt das Mesoblast einen eigenthümlich blasigen Charakter.

Die Hypoblastzellen bilden eine zusammenhängende Schicht rings um die vier Dotterzellen, von welchen sie entsprangen (Fig. 162 *B*, *al*), allein anfangs ist noch kein Darmlumen zu sehen. Der Oesophagus tritt

um diese Zeit als zuerst solider und erst nachträglich hohl werdender Auswuchs des Hypoblasts gegen das Epiblast hin auf.

Die Umwandlung der Larve in die ausgewachsene weibliche *Bonellia* beginnt mit dem Uebergang eines Theils der indifferenten Mesoblastzellen in Blutkörperchen und dem Eindringen einer grossen Flüssigkeitsmenge in die Leibeshöhle, wodurch die beiden Blätter des Mesoblasts von einander getrennt werden. SPENGEL hält diese Flüssigkeit für Seewasser, das durch zwei Analtaschen eingedrungen sein soll, deren Entwicklung weiter unten beschrieben ist.

Die Leibeshöhle wird von einem Peritoneum ausgekleidet und sehr bald entstehen aus Falten desselben eigentliche Gefässe. Drei Hauptgefässstämme, zwei laterale und ein medianer, finden sich im praeoralen Lappen (Rüssel), im Körper dagegen nur ein ventraler über dem Nervenstrang und ein Darmgefäss, das sich vorn in das erstere öffnet. Die Gefässe scheinen mit der Leibeshöhle zu communiciren.

Im Verlaufe dieser Veränderungen verschwinden die beiden Wimperkränze, der hintere zuerst. Auch die die ganze Oberfläche bedeckenden Wimpern bilden sich zurück mit Ausnahme derjenigen an der Ventralseite des praeoralen Lappens. Dieses Gebilde ragt stärker hervor, die sternförmigen Mesoblastzellen, welche sein Inneres erfüllen, werden contractil und es wird zum Rüssel (Fig. 162 *C*).

An der Stelle, wo in einem früheren Stadium der zum Oesophagus werdende Auswuchs des Hypoblasts mit dem Epiblast zusammentraf, bildet sich nun der Mund (Fig. 162 *C*, *m*), und obgleich er erst nach dem Verschwinden des vorderen Wimperkranzes entsteht, so ist doch erkennbar, dass er hinter diesem liegt. Das Lumen des Darmcanals kommt durch Resorption der Ueberreste der vier centralen Zellen zu stande. Der After entwickelt sich auf der Ventralseite des hinteren Körperendes und dicht neben ihm wachsen die bereits erwähnten Taschen aus dem hintersten Abschnitt des Darmcanals hervor (Fig. 162 *C*, *an.v*). Anfänglich sind es einfache blinde Aussackungen, später aber öffnen sie sich in die Leibeshöhle[1]). Sie werden zu den Analtaschen des fertigen Thieres. Um die Zeit, wo der Mund in der Entstehung begriffen ist, ragt eine eigenthümliche Fortsetzung des Darmcanals in den praeoralen Lappen vor, um jedoch wie es scheint bald darauf wieder zu verschwinden.

Nach der Bildung des Mundes kommen ventral und etwas hinter demselben zum Vorschein 1) ein Paar Röhren, welche provisorische Excretionsorgane zu sein scheinen und bald verschwinden (Fig. 162 *C*, *se*), und 2) dahinter ein Paar Borsten, die auch beim Erwachsenen noch vorhanden sind. Die Entstehung des bleibenden Excretions-(?) Organs (Eileiter und Uterus) ist nicht verfolgt worden. Das Ovarium tritt schon

[1]) Die Thatsache, dass diese Taschen Auswüchse des Darmcanals sind, scheint die Möglichkeit auszuschliessen, dass sie etwa den Excretionsorganen der Plattwürmer und Räderthierchen homolog sein könnten.

frühe als Differenzirung des das ventrale Blutgefäss umkleidenden Epithels auf.

Jene Larven, welche sich in die winzigen parasitischen Männchen umwandeln, machen eine ganz andere und viel weniger vollständige Metamorphose durch als die, welche zu Weibchen werden. Sie setzen sich am Rüssel eines ausgewachsenen Weibchens fest und verlieren ihre Wimperkränze. Dann kommen in ihrem Mesoblast Keimzellen zum Vorschein, welche rundliche Massen bilden und gleich den Keimballen im weiblichen Ovarium aus einer centralen Zelle und einem diese umschliessenden Epithel bestehen. Die centrale Zelle vergrössert sich bedeutend, während aus den peripherischen Zellen die Spermatozoen hervorgehen. Nachdem sich in der Larve eine Leibeshöhle entwickelt hat, werden die Spermaballen in diese entleert. Weder Mund noch After kommt zur Ausbildung. Die weiteren Veränderungen sind nicht verfolgt worden.

Die männliche Larve gelangt später in den Oesophagus des Weibchens, woselbst sie ohne Zweifel eine Zeit lang verweilt und wahrscheinlich auch geschlechtsreif wird, obgleich man bei manchen der im Oesophagus lebenden Männchen die Samenblase des ausgewachsenen Thieres nicht finden kann. Nach erlangter Reife verlässt das Männchen den Oesophagus und gelangt in den Uterus.

Phascolosoma. Hier treten die Wimpern schon auf (SELENKA, No. 369), während das Ei noch in der Furchung begriffen ist. Nach derselben stellen sie einen eigentlichen Kranz unmittelbar h i n t e r dem Munde dar, wodurch die Larve in zwei Halbkugeln, eine praeorale und eine postorale geschieden wird. Bald darauf entsteht dicht neben dem schon vorhandenen ein praeoraler Wimperkranz und auf der Spitze des praeoralen Lappens erscheint ein Wimperbüschel.

Die Larve zeigt nun die Merkmale einer Trochosphaere, unterscheidet sich aber von der typischen Form darin, dass die postorale Hälfte des äquatorialen Wimperkranzes bedeutender entwickelt ist als die praeorale und dass sie keinen After besitzt.

Die Metamorphose beginnt schon sehr früh. Der Rumpf verlängert sich rasch, während der praeorale Lappen relativ immer mehr zurücktritt. Die Zona radiata wird zur Cuticula der Larve.

Am Körper treten drei Borstenpaare auf, zuerst das hintere, dann das vordere und zuletzt das mittlere — eine Reihenfolge, welche deutlich beweist, dass sie mit einer wirklichen Gliederung nichts zu thun haben.

Die Tentakel kommen z w i s c h e n den beiden Hälften des Wimperkranzes zum Vorschein und schliesslich verschwindet der praeorale Lappen, ganz im Gegensatz zu dem Verhalten der Gephyrea armata, fast vollständig.

Der After erscheint ziemlich spät auf der Dorsalfläche und der Bauchnervenstrang legt sich in Form einer der Nervenknoten entbehrenden Epiblastverdickung an der Bauchseite an.

GEPHYREA TUBICOLA.

Die Larve von *Phoronis* war unter dem Namen *Actinotrocha* schon lange bekannt, bevor KOWALEVSKY (No. 372) ihre Zugehörigkeit zu *Phoronis* nachwies. Eine vollständige Furchung führt zur Bildung einer Blastosphaere; dann erfolgt eine Invagination, deren Oeffnung nach KOWALEVSKY als Mund persistiren soll [1]). Sie liegt anfangs terminal, erhält aber durch die Entwicklung eines grossen praeoralen Lappens eine ventrale Lage. Der After entsteht erst in einer späteren Periode am hintern Körperende.

Die jüngste freischwimmende Larve, welche METSCHNIKOFF (No. 373) beobachtete, war noch nicht so weit entwickelt wie die älteste von KOWALEVSKY untersuchte. Wahrscheinlich gehört sie zu einer andern Art. Der Körper ist gleichmässig mit Wimpern bedeckt (Fig. 163 *A*), mit einem grossen contractilen praeoralen Lappen und hinten mit zwei Fortsätzen versehen. Der Mund *(m)* liegt ventral, der After *(an)* dorsal und nicht terminal wie bei KOWALEVSKY's Larve.

Der Darmcanal zerfällt in Stomodaeum, Magen und Darm. Die beiden Fortsätze am Hinterende des Körpers sind die Anlagen des ersten Paares der Lappen, welche für die ausgebildete *Actinotrocha* so charakteristisch sind. Bald darauf entsteht dorsalwärts von dem schon vorhandenen ein zweites Armpaar und die Region, in welcher der After liegt, wächst als besonderer Fortsatz hervor. Dann entwickeln sich dorsalwärts und etwas nach vorne immer neue Armpaare, bis sie bald einen vollständigen schiefen postoralen Kranz darstellen (Fig. 163 *B*). Sie sind mit langen Wimpern bedeckt. Rings um den Analfortsatz kommt gleichfalls ein ansehnlicher Wimperkranz zum Vorschein.

Um die Zeit, wo fünf Armpaare vorhanden sind, wird an der Ventralseite des Darms eine zarte Membran sichtbar, die vorne mit dem somatischen Mesoblast zusammenhängt. Sie ist die Anlage des späteren Bauchgefässes. Das somatische Mesoblast zeigt sich schon vor dieser Zeit in Gestalt einer zarten Schicht von Ringsmuskelfasern.

Wenn sich sechs Armpaare gebildet haben, so tritt an der Ventralseite dicht hinter dem Tentakelkranz eine Einstülpung auf (Fig. 163 *C, iv*), die sowohl aus Epiblast als somatischem Mesoblast besteht. Sie wächst nach innen dem Darm entgegen, nimmt bedeutend an Länge zu und faltet sich gleichzeitig vielfach.

Wenn sie ihre volle Entwicklung erreicht hat, so ist damit auch der kritische Augenblick der Metamorphose der *Actinotrocha* in eine *Phoronis* gekommen, und in einer Viertelstunde ungefähr ist der ganze Process abgelaufen. Die ventrale Einstülpung stülpt sich wieder

[1]) KOWALEVSKY bezeichnet zwar das, was ich Mund genannt habe, als After, allein aus seiner nachfolgenden Beschreibung geht hervor, dass er Mund und After beim Embryo mit einander verwechselt hat und somit die Oeffnung, welche er für den After hält, in Wirklichkeit der Mund ist.

aus (Fig. 163 *D*), gerade wie man einen Handschuhfinger wieder hervorziehen kann, nachdem er eingestülpt worden ist. Sobald die Vorstülpung bis zu einem gewissen Grad gediehen ist, tritt der Darmcanal in dieselbe ein und der ganze Larvenkörper zieht sich gleichzeitig sehr stark zusammen. Nach vollständiger Durchführung der



Fig. 163. Eine Reihe von Stadien in der Entwicklung von *Phoronis* aus *Actinotrocha*. (Nach METSCHNIKOFF.)
A. Junge Larve.
B. Larve nach der Bildung des postoralen Tentakelkranzes.
C. Larve mit dem Beginn der Einstülpung, welche zum Körper der *Phoronis* wird.
D. Mit theilweise, und
E. mit vollständig wieder ausgestülpter Einstülpung.
m. Mund; *an*. After; *v*. Einstülpung, welche zum Körper der *Phoronis* wird.

Ausstülpung stellt diese einen langen kegelförmigen Körper dar (Fig. 163 *E*), welcher den grössten Theil des Darmcanals einschliesst und den Körper der jungen *Phoronis* bildet. Der ursprüngliche Analfortsatz bleibt als kleine Papille auf der Dorsalfläche zurück (Fig. 163 *E, an*).

Während dieser Veränderungen hat sich der praeorale Lappen bedeutend verkürzt und theilweise in das Stomodaeum zurückgezogen.

Zu gleicher Zeit haben sich die Arme stark nach vorn gekrümmt, so dass sie nun einen den Mund umgebenden Kranz darstellen. Ihre Basis verdickt sich erheblich. Die Metamorphose kommt zum Abschluss durch die gänzliche Zurückziehung des praeoralen Lappens in den Oesophagus und durch Abwerfung der Spitzen der Arme, während ihre Basen als circumoraler Tentakelring zurückbleiben, der jedoch eher einem Lophophor als einem geschlossenen Ring gleichsieht. Der perianale Wimperkranz wird gleichfalls abgeworfen und der Analfortsatz in den Körper der jungen *Phoronis* hineingezogen. Es sind bereits drei Längsgefässstämme vorhanden, welche vorn durch ein Ringgefäss verbunden werden, das sich in die Tentakel hinein fortsetzt.

Allgemeine Betrachtungen.

Die Entwicklung von *Phoronis* weicht so sehr von derjenigen der übrigen Gephyreen ab, dass es noch weiterer Untersuchungen bedarf, um die Zugehörigkeit von *Phoronis* zu den letzteren zu beweisen. Auch abgesehen von ihrer merkwürdigen Metamorphose ist *Actinotrocha* schon dadurch eine sehr interessante Larvenform, dass sie keinen praeoralen Wimperkranz besitzt und die Tentakel des fertigen Thieres von einem wahren postoralen, in armartige Fortsätze verlängerten Ring herstammen.

Die übrigen Gephyreen verrathen in ihrer Entwicklung eine unbestreitbare Aehnlichkeit mit den normalen Chaetopoden, allein sie stehen gleichsam auf halbem Wege still, indem ihnen offenbar jede Spur einer wirklichen Gliederung abgeht. Angesichts dessen, was wir von ihrer Entwicklung wissen, ist kaum anzunehmen, dass sie etwa einen degenerirten Zweig der Chaetopoden darstellten, bei dem die Gliederung verloren gegangen wäre. Ja die Gephyrea armata scheinen in einer Hinsicht vielmehr einen sehr primitiven Typus zu vertreten, indem sie das ganze Leben über einen wohlentwickelten praeoralen Lappen behalten, der zu ihrem Rüssel wird. Bei fast allen andern Formen, mit Ausnahme von *Balanoglossus*, verkümmert der praeorale Lappen der Larve zu einem relativ unbedeutenden vordersten Abschnitt des Kopfes.

LITERATUR.

Gephyrea nuda.

366) A. Kowalevsky. *Sitz. d. zool. Abtheil. d. III. Versamml. russ. Naturf.* (Thalassema). *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXII. 1872. S. 284.

367) A. Krohn. „Ueber d. Larve d. Sipunculus nudus nebst Bemerkungen. etc.“ *Müller's Archiv*, 1857.

368) M. Salensky. „Ueber d. Metamorphose d. Echiurus.“ *Morphol. Jahrb.* Bd. II.

369) E. Selenka. „Eifurchung u. Larvenbildung von Phascolosoma elongatum.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1875. Bd. XXV. S. 1.

370) J. W. Spengel. „Beiträge z. Kenntniss d. Gephyreen (Bonellia).“ *Mittheil. a. d. zool. Station z. Neapel*, Vol. I. 1879.

Gephyrea tubicola (Actinotrocha).

371) A. Krohn. „Ueber Pilidium u. Actinotrocha." *Müller's Archiv*, 1858.

372) A. Kowalevsky. „Ueber d. Anatomie u. Entwicklung von Phoronis." Petersb. 1867. 2 Taf. (Russisch). Siehe Leuckart's *Bericht* 1866—1867.

373) E. Metschnikoff. „Ueber d. Metamorphose einiger Seethiere (Actinotrocha)." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI. 1871.

374) J. Müller. „Bericht über einige Thierformen d. Nordsee." *Müller's Archiv*, 1846.

375) An. Schneider. „Ueber d. Metamorphose d. Actinotrocha branchiata.„ *Müller's Archiv*, 1862.

XV. CAPITEL.

CHAETOGNATHA, MYZOSTOMEA UND GASTROTRICHA.

Dieses Capitel behandelt drei kleine isolirte Gruppen, die einander allerdings nur darin gleichen, dass wir über die systematische Stellung von allen dreien in gleichem Maasse im Unklaren sind.

Chaetognatha.

Die zuerst von KOWALEVSKY (No. 378) gemachten und von BÜTSCHLI (No. 376) bestätigten Entdeckungen in Betreff der Entwicklung von *Sagitta* haben uns zwar über die systematische Stellung dieser merkwürdigen Form keinen Aufschluss gebracht, sind aber nichtsdestoweniger von grossem Werthe für die allgemeinen Probleme der Embryologie. Die Entwicklung beginnt erst nach Ablage der Eier. Die Furchung ist gleichförmig und ihr Product ist eine einschichtige, aus säulenförmigen Zellen gebildete Blastosphaere. Dann erfolgt eine Invagination, deren Oeffnung sich zu einem Blastoporus verengert, welcher an dem einen Pol des Embryos und dem gegenüber liegt, wo später der Mund auftritt (Fig. 164 *A*). Das einfache Archenteron theilt sich bald darauf vorne in drei Lappen, welche offen mit der noch einfachen Höhlung dahinter communiciren (Fig. 164 *B*). Aus den beiden seitlichen Lappen geht die Leibeshöhle, aus dem mittleren der Darmcanal des Erwachsenen hervor. Darauf entsteht an dem dem Blastoporus gegenüberliegenden Pol des Embryos eine Einstülpung und bildet den Mund und den Oesophagus (Fig. 164 *B* und *C*, *m*).

Schon im Gastrulastadium wird eine paarige Masse sichtbar, aus welcher die Geschlechtsorgane hervorgehen. Sie entsteht als eine von sechs Zellen gebildete Vorragung des Hypoblasts am vorderen Pol des Archenterons und schnürt sich bald als wahrscheinlich paarige Masse ab, die frei im Hohlraum des Archenterons liegt (Fig. 164 *A*, *ge*). Wenn die Einfaltung der primitiven Höhlung vor sich geht, so liegt

die Anlage der Geschlechtsorgane am Hinterende des medianen Archenteronabschnitts in der auf Fig. 164 *C, ge* dargestellten Lage.

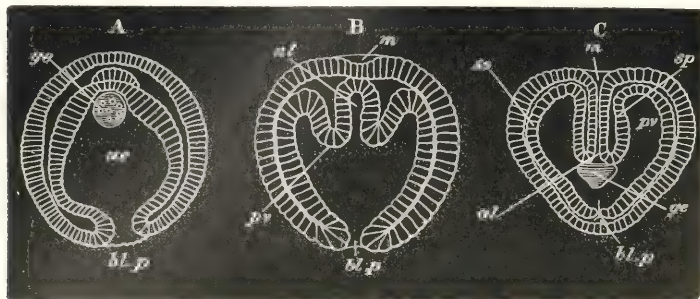


Fig. 164. Drei Entwicklungsstadien von *Sagitta*. (*A* und *C* nach Bütschli, *B* nach Kowalevsky.) Alle sind in übereinstimmender Lage dargestellt.

A. Gastrulastadium.

B. Das folgende Stadium, in welchem sich das primitive Archenteron in drei Abschnitte zu sondern beginnt, von denen die beiden lateralen zur Leibeshöhle zu werden bestimmt sind.

C. Späteres Stadium, in welchem die Mundeinstülpung *(m)* mit dem Darmcanal in Verbindung getreten und der Blastoporus geschlossen ist.

m. Mund; *al.* Darmcanal; *ae.* Archenteron; *bl.p.* Blastoporus; *pv.* Perivisceralhöhle; *sp.* und *so.* splanchnisches und somatisches Mesoblast; *ge.* Geschlechtsorgane.

Nun findet eine Verlängerung des Hinterendes des Embryos statt, der sich in Folge dessen im Ei zusammenrollt; beim Ausschlüpfen gleicht er bereits genügend dem Erwachsenen, um als junge *Sagitta* erkannt werden zu können.

Vorher jedoch kommt es noch zu mehreren wichtigen Veränderungen. Der Blastoporus verschwindet, nachdem er auf die Ventralfläche gerückt war. Der mittlere Abschnitt der dreitheiligen Region des Archenterons sondert sich von dem einfachen hinteren Theil und stellt eine hinten blind geschlossene, vorn aber durch den Mund sich öffnende Röhre dar (Fig. 165 *A, al*). Diese wird zum bleibenden Darmcanal und besteht aus einer pharyngealen Epiblasteinstülpung und einem hinteren, vom primitiven Archenteron herstammenden hypoblastischen Abschnitt. Der After bildet sich offenbar erst verhältnissmässig spät. Nach dem Abschluss des Darmcanals zeigt der Rest des Archenterons zwei Hohlräume vorne, die sich in einen einfachen Hohlraum hinten öffnen (Fig. 165 *A*). Das Ganze stellt die Leibeshöhle und ihre Wandungen das Mesoblast dar. Der vordere paarige Abschnitt scheidet sich in einen Kopf- und einen Rumpftheil (Fig. 165 *A* und *B*), ersterer aus einem Paar getrennter Hohlräume im Kopf *(c.pv)*, letzterer aus zwei durch den unpaarigen hinteren Abschnitt verbundenen Höhlungen bestehend. An der Uebergangsstelle aus diesen in jenen liegen die Geschlechtsorgane *(ge)*. Die innere Wandung der paarigen Hohlräume wird zum splanchnischen, die äussere Wandung des Ganzen zum somatischen Mesoblast. Die Innenwände der paarigen Höhlen im Rumpf verschmelzen über und unter dem Darmcanal und stellen das dorsale

und ventrale Mesenterium dar, welche die Leibeshöhle beim Erwachsenen in zwei Abtheilungen scheiden. Noch vor dem Ausschlüpfen setzen sich diese Mesenterien nach hinten fort, so dass auch der ursprünglich unpaarige Abschnitt der Leibeshöhle auf diese Weise halbirt wird.

Von dem somatischen Mesoblast des Rumpfes stammt die einzige longitudinale Muskelschicht von *Sagitta* und ein Theil der epithelialen Auskleidung der Leibeshöhle ab. Das vordere Ende des Rumpfabschnitts der letzteren zeichnet sich im fertigen Zustande dadurch aus, dass sich das Mesenterium wieder in zwei Lamellen spaltet, die sich nach aussen wenden und mit der Körperwand in Zusammenhang treten.

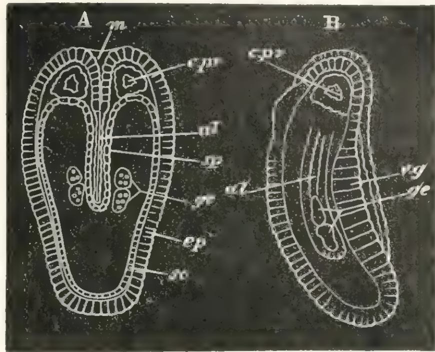


Fig. 165. Zwei Ansichten eines vorgeschrittenen Embryos von *Sagitta*. *A* von der Rückenfläche. *B* von der Seite gesehen. (Nach BÜTSCHLI.)
m. Mund; *al.* Darmcanal; *v.g.* Bauchganglion (Epiblastverdickung); *ep.* Epiblast; *c.pv.* Kopftheil der Leibeshöhle; *so.* Somatopleura; *sp.* Splanchnopleura; *ge.* Geschlechtsorgane.

Der Kopftheil der Leibeshöhle scheint zu verschwinden und seine Wandungen sich in das complicirte Muskelsystem umzuwandeln, das im Kopf der ausgewachsenen *Sagitta* angetroffen wird.

Durch den Besitz dieses Kopftheils der Leibeshöhle gleicht der Embryo von *Sagitta* dem von *Lumbricus*, der Spinnen u. s. w.

Die Anlage der Geschlechtsorgane theilt sich jederseits in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt (Fig. 165, *ge*). Der vordere wird zum Ovarium und liegt vor dem den Schwanz vom Rumpfe scheidenden Septum; der letztere, in der Schwanzregion gelegen, stellt den Hoden dar.

Das Nervensystem nimmt seine Entstehung aus dem Epiblast. In der vorderen Rumpfhälfte zeigt sich eine ventrale (Fig. 165 *B*. *v.g*) und im Kopf eine dorsale Verdickung desselben. Sie gehen anfangs in einander über und bleiben, wenn sie sich vom Epiblast abschnüren, durch dünne Stränge verbunden.

Das Bauchganglion tritt während des Embryonallebens viel stärker hervor als beim Erwachsenen. Seine Lage und seine frühzeitige starke Entwicklung beim Embryo weisen vielleicht darauf hin, dass es das Homologon des Bauchnervenstranges der Chaetopoden darstellt [1]).

[1]) LANGERHANS hat in neuester Zeit einige wichtige Untersuchungen über das Nervensystem von *Sagitta* angestellt, wonach er das Bauchganglion mit den parietosplanchnischen Ganglien der Mollusken vergleicht, während er ein von ihm neuentdecktes Ganglienpaar, dessen Entwicklung noch unbekannt ist, als Suboesophageal- oder Pedalganglien bezeichnet. Die embryologischen Thatsachen scheinen mir jedoch nicht zu Gunsten dieser Auffassung zu sprechen.

LITERATUR.

376) O. Bütschli. „Zur Entwicklungsgesch. d. Sagitta." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIII. 1873.

377) C. Gegenbaur. „Ueber d. Entwickl. d. Sagitta." *Abhandl. d. naturforschenden Gesellschaft in Halle.* 1857.

378) A. Kowalevsky. „Embryolog. Studien an Würmern u. Arthropoden." *Mém. Acad. Pétersbourg.* VII. sér., Tom. XVI, Nr. 12. 1871.

MYZOSTOMEA.

Die Entwicklung dieser eigenthümlichen Parasiten der Crinoiden ist von Metschnikoff (No. 380), Semper (No. 381) und Graff (No. 379) untersucht worden.

Auf die inaequal verlaufende Furchung scheint eine epibolische Invagination zu folgen. Die äussere Zellschicht (das Epiblast) bedeckt sich mit Wimpern, während die innere zu einer nichtzelligen (?) centralen Dottermasse wird. Auf dieser Stufe kriecht die Larve aus und beginnt ihr selbständiges Dasein. In dem nächsten von Metschnikoff beobachteten Stadium hatten sich Mund, Oesophagus, Magen und After ausgebildet und es waren zwei Fusspaare vorhanden. Dieselben waren sämmtlich mit Chaetopodenartigen Borsten ausgerüstet, das hintere Paar jedoch nur mit einfachen feinen Nadeln ohne terminale Haken. Der papillenförmige Abschnitt des Fusses tritt erst später hervor. Die übrigen Füsse kommen gleich Chaetopodensegmenten nach einander hinzu und der Magen wird erst baumförmig verästelt, wenn bereits die volle Zahl der Füsse (5 Paare) erreicht ist.

Durch die primitive Wimperhülle, verbunden mit der späteren Andeutung einer Gliederung durch das Auftreten der Füsse und Borsten, verräth die Larve der Myzostomeen eine Annäherung an die Chaetopoden, so dass wir die Gruppe wahrscheinlich als einen alten Chaetopodentypus auffassen dürfen, der sich in Zusammenhang mit seiner parasitischen Lebensweise eigenthümlich modificirt hat.

LITERATUR.

379) L. Graff. *Das Genus Myzostoma.* Leipzig, 1877.

380) E. Metschnikoff. „Zur Entwicklungsgesch. d. Myzostomum." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XVI. 1866.

381) C. Semper. „Zur Anat. u. Entwickl. d. Gattung Myzostomum." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. IX. 1858.

GASTROTRICHA.

Einige Beobachtungen von Ludwig über die Wintereier von *Ichthydium larus* zeigen, dass die Furchung total und augenscheinlich regulär ist. Sie führt zur Bildung einer soliden Morula. Der Embryo, durch eine ventrale Krümmung ausgezeichnet, bekommt schon frühe seine Schwanzgabel in Form von Cuticulargebilden. Wenn der Embryo das Ei verlässt, so hat er schon beinah den fertigen Zustand erreicht. Kurze Zeit vorher sind die ventralen Cilien aufgetreten.

LITERATUR.

382) H. Ludwig. „Ueber d. Ordnung Gastrotricha Metschnikoff." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXVI. 1876.

XVI. CAPITEL.

NEMATHELMINTHEN UND ACANTHOCEPHALEN.

NEMATHELMINTHEN.[1]

Nematoidea. Obwohl die Eier der Nematoden vielfach eines der frühesten wie der gewöhnlichsten Objecte embryologischer Untersuchung gebildet haben, so ist doch ihre Entwicklung noch sehr unvollkommen bekannt. Vivipare so gut wie ovipare Formen kommen häufig vor und bei den letzteren wird das Ei gewöhnlich von einer harten Schale umschlossen. Die Furchung ist total und nahezu regulär, obgleich die beiden ersten Segmente häufig etwas ungleich sind. Das Verhältniss der Furchungskugeln zu den Keimblättern aber ist (durch Bütschli's [No. 383] Untersuchungen) nur für *Cucullanus elegans*, einen Schmarotzer des Flussbarsches, genügend erforscht worden[2].

Die erste Entwicklung dieses Embryos wird noch innerhalb des mütterlichen Körpers durchlaufen und das Ei ist nur von einer zarten Membran umhüllt. Nach Ablauf der ersten Furchungsstadien erhält der Embryo die Form einer dünnen flachen, aus zwei Zellschichten bestehenden Platte (Fig. 166 *A* und *B*). Aus ihren beiden Schichten gehen Epi- und Hypoblast hervor. Indem nun zu einer gewissen Zeit die Hypoblastschicht zu wachsen aufhört, während das Wachsthum der Epiblastschicht fortdauert, falten sich in Folge dessen die Seiten der Platte gegen das Hypoblast ein (Fig. 166 *D*). Dies führt zur Bildung einer eigenthümlich gebauten Gastrula, welche die Form eines hohlen doppelschichtigen Cylinders mit unvollkommen geschlossenem Schlitz auf der einen Seite besitzt (Fig. 166 *E*, *bl.p*). Dieser

[1]) Die Fadenwürmer theile ich folgendermaassen ein:

I. Nematoidea { Ascaridae. Strongylidae. Trichinidae. Filaridae. Mermithidae. Anguillulidae.

II. Gordioidea.

III. Chaetosomoidea.

[2]) Das Ei von *Anguillula aceti* soll nach Hallez eine ähnliche Entwicklung durchmachen wie das von *Cucullanus*.

Schlitz hat den morphologischen Werth eines Blastoporus. Er schliesst sich durch Verwachsung seiner Ränder, welche hinten beginnt und allmählich nach vorn weiterschreitet. Am Vorderende schliesst sich der Blastoporus nie vollständig, sondern besteht hier als bleibender Mund fort. Nach diesen Vorgängen hat der Embryo bereits eine wurmförmige Gestalt, die um so deutlicher sich ausprägt, je mehr er sich verlängert und krümmt (Fig. 166 *F*).

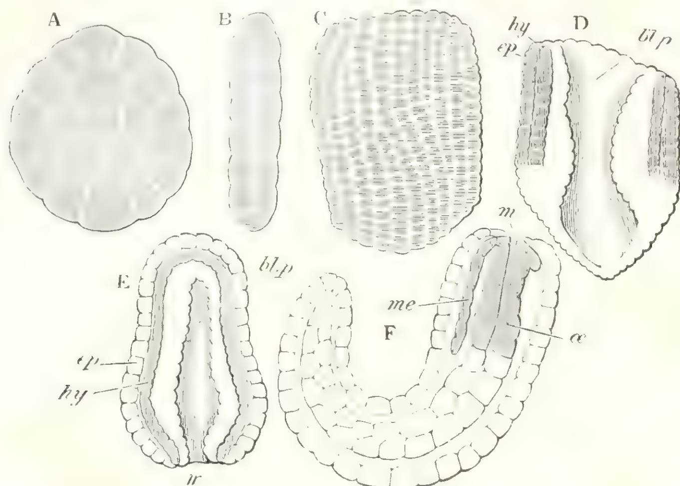


Fig. 166. Mehrere Entwicklungsstadien von *Cucullanus elegans*. (Aus BÜTSCHLI.)
A. Oberflächenansicht eines abgeplatteten Embryos in einem frühen Furchungsstadium.
B. Seitenansicht eines Embryos in etwas späterem Stadium; optischer Längsschnitt.
C. Abgeplatteter Embryo nach Abschluss der Furchung.
D. Embryo vom Beginn des Gastrulastadiums.
E. Embryo mit nur mehr schlitzförmigem Blastoporus.
F. Wurmförmiger Embryo nach der Sonderung des Darmcanals in einen Speiseröhren- und einen drüsigen Abschnitt.
m. Mund; *ep.* Epiblast; *hy.* Hypoblast; *me.* Mesoblast; *oe.* Oesophagus; *bl.p.* Blastoporus.

Aus dem Hypoblast des Embryos geht der Darmcanal hervor, der sich bald in einen aus körnigen Zellen bestehenden Oesophagusabschnitt (Fig. 166 *F*, *oe*) und einen hinteren Abschnitt von hellen Zellen sondert. Das Mesoblast (Fig. 166, *me*) nimmt seinen Ursprung aus einigen besonderen Hypoblastzellen in der Nähe des Mundes, von wo es gegen das Hinterende des Körpers hin sich ausbreitet.

Der junge *Cucullanus* schlüpft aus, während er sich noch in den Ausführgängen seiner Mutter befindet, und ist durch einen merkwürdigen fadenförmigen Schwanzanhang ausgezeichnet. Auf dem Rücken trägt er einen provisorischen Bohrapparat in Form einer kegelförmigen Papille. Der Körper wird bereits von einer steifen Cuticula umhüllt. In diesem Zustand verlässt er seine Mutter sammt deren Wirth und führt eine Zeit lang im Wasser ein freies Dasein. Seine weitere Metamorphose wird später beschrieben werden.

Die Eier der in Insecten schmarotzenden Oxyuriden sollen nach GALEB (No. 386) am Ende der Furchung die Form einer Blastosphaere annehmen. Dann bildet sich durch Delamination eine innere Schicht. Was aus der inneren Schicht hervorgeht, ist nicht klar, da der ganze Darmcanal von zwei Knospen abstammen soll, die an den entgegengesetzten Enden des Körpers auftreten und nach innen wachsen, bis sie zusammentreffen.

Die Geschlechtsorgane. Das Studium der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Nematoden hat zu interessanten Resultaten geführt. Bei beiden Geschlechtern entstehen dieselben (SCHNEIDER, No. 390) aus einer einzigen Zelle, die sich unter Vermehrung ihrer Kerne in die Länge streckt. Nachdem sie eine säulenförmige Gestalt angenommen, sondert sie sich in 1) eine oberflächliche Hüllschicht und 2) einen axialen Abschnitt.

Beim Weibchen entwickelt sich die oberflächliche Schicht nur am medianen Theil der Säule deutlich. Im weiteren werden die beiden Enden der Säule zu den blinden Enden des Ovariums und das axiale Gewebe im Innern zu einem aus kernhaltigem Protoplasma bestehenden Keimgewebe. Die Hüllschicht liefert das Epithel des Uterus und Eileiters. Das Keimgewebe, anfänglich eine zusammenhängende Masse darstellend, trennt sich in der Mitte (wo die oberflächliche Schicht Uterus und Eileiter gebildet hatte) und beschränkt sich auf die beiden blinden Enden der Röhre.

Beim Männchen kommt die oberflächliche Schicht, welche das Epithel des Vas deferens liefert, nur am Hinterende der ursprünglichen Säule zur Ausbildung. Im übrigen verläuft die Entwicklung wie beim Weibchen.

Gordioidea. Das Ei von *Gordius* durchläuft eine reguläre Furchung. Nach VILLOT (No. 391) stellt es nach Beendigung derselben eine Morula dar, welche durch Delamination zweischichtig wird. Der Embryo, anfangs kugelförmig, streckt sich bald in die Länge.

Durch eine Einstülpung am Vorderende bildet sich der Kopf. Er besteht aus einem basalen Abschnitt, der mit drei Kränzen von Stileten, und einem kegelförmigen Rüssel, der mit drei grossen Stileten bewaffnet ist. Wenn die Larve frei wird, so stülpt sich der Kopf aus, bleibt aber retractil. Zur Zeit des Ausschlüpfens entsteht ein vollständiger Darmcanal mit oraler Oeffnung am Ende des Rüssels und einem subterminalen ventralen After. Er zerfällt in einen Oesophagus und einen Magen und an der Basis des Rüssels öffnet sich eine grosse Drüse in denselben.

Der Körper zeigt eine Reihe querer Falten, welche ihm ein geringeltes Aussehen verleihen.

Metamorphose und Lebensgeschichte.

Nematoidea. Obgleich eine grosse Zahl von Nematoden im Freien lebt und eine ganz einfache Lebensgeschichte hat, so ist doch die grosse Mehrzahl der bekannten Geschlechter parasitisch und macht

eine mehr oder weniger verwickelte Metamorphose durch[1]. Nach dem Verlaufe derselben lassen sie sich in zwei Gruppen bringen (die jedoch keineswegs durchaus mit den natürlichen Abtheilungen übereinstimmen), nämlich solche, die nur einen Wirth, und solche, die zwei Wirthe haben. Jede dieser Hauptgruppen lässt sich wieder in zwei Untergruppen zerlegen.

In der ersten Gruppe mit einem Wirth sind jenes die einfachsten Fälle, wo die ausgewachsene geschlechtsreife Form des Parasiten ihre Eier im Darmcanal ihres Wirthes ablegt, von wo sie dann ins Freie gelangen. Der Embryo, noch von der Eischale umhüllt, macht nun, wenn er hinlänglich von Wärme und Feuchtigkeit begünstigt ist, seine Entwicklung bis zu einem gewissen Punkte durch, um endlich, falls er dann von einem Individuum der Species verschluckt wird, in welcher er als ausgewachsenes Thier schmarotzt, seiner Schale durch die Einwirkung des Magensaftes entledigt zu werden und sich direct zur geschlechtlichen Form zu entwickeln.

Leuckart hat diese Metamorphose experimentell nachgewiesen für *Trichocephalus affinis*, *Oxyuris ambigua* und *Heterakis vermicularis*. Die Oxyuriden von *Blatta* und *Hydrophilus* haben eine ähnliche Lebensgeschichte (Galeb, No. 386) und es ist beinah gewiss, dass auch die Metamorphose der beiden menschlichen Parasiten *Ascaris lumbricoides* und *Oxyuris vermicularis* hieher gehört.

Eine etwas complicirtere Metamorphose ist in den Gattungen *Ascaris* und *Strongylus* gemein. In diesen Fällen ist die Eischale dünn, der Embryo schlüpft im Freien aus und führt längere oder kürzere Zeit im Wasser oder in der feuchten Erde ein freies Dasein. Während dieser Periode nimmt er an Umfang zu und gleicht in der Regel, obschon er nicht geschlechtsreif wird, ausserordentlich der ausgewachsenen Form der stets freilebenden Gattung *Rhabditis*. Manchmal auch werden die freien Larven wieder zu Parasiten in Süsswassermollusken, ohne jedoch dadurch eine Veränderung zu erleiden. Schliesslich gelangen sie in den Darmcanal ihres eigentlichen Wirthes und werden hier geschlechtsreif.

Als Beispiele dieser von Leuckart erforschten Entwicklungsform seien *Dochmius trigonocephalus* im Hunde und *Ascaris acuminata* im Frosch genannt. Der menschliche Parasit *Dochmius duodenalis* unterliegt derselben Metamorphose wie *Dochmius trigonocephalus*.

Eine eigenthümliche Abänderung dieses Typus findet sich bei *Ascaris (Rhabdonema) nigrovenosa*, welche im völlig ausgebildeten Zustand in der Lunge des Frosches lebt (Metschnikoff, Leuckart, No. 388). Die Embryonen machen ihre ersten Entwicklungsstadien noch im Körper der Mutter durch. Sie zeigen die typische Rhabditisform und gelangen nach der Geburt in das Rectum des Frosches und von da ins Freie. Hier leben sie entweder in feuchter Erde oder in den Faeces des Frosches

[1] Die folgenden Thatsachen sind hauptsächlich Leuckart's erschöpfender Darstellung (No. 388) entnommen.

und erreichen die Geschlechtsreife, sind aber dabei viel kleiner als im völlig ausgebildeten Zustand. Die Geschlechter sind getrennt und das Männchen unterscheidet sich vom Weibchen durch geringere Grösse, kürzeren und abgerundeten Schwanz und dünneren Körper. Das Weibchen besitzt paarige Ovarien mit einer sehr geringen Anzahl von Eiern, während der Hoden des Männchens unpaarig ist. Die Befruchtung findet wie gewöhnlich statt und in der warmen Jahreszeit pflegen sich in jedem Weibchen ungefähr vier Junge zu entwickeln, welche bald ihre Eikapseln sprengen und sich dann frei im Uterus bewegen. Durch ihre lebhaften Bewegungen bersten die Uteruswandungen und sie kommen in die Körperhöhle zu liegen. Die noch vorhandenen Eingeweide der Mutter zerfallen sodann zu einem feinkörnigen Material, das zur Ernährung der Jungen dient, welche innerhalb der mütterlichen Haut zu leben fortfahren. Schliesslich gelangen aber die Larven ins Freie und zeigen hier, obgleich sie in manchen Punkten von den Formen, aus denen sie hervorgingen, abweichen, doch immerhin die *Rhabditis*form. Sie leben nun im Wasser oder im Schlamm, manchmal auch parasitisch in Wasserschnecken; in keinem Falle aber erleiden sie eher eine wesentliche Veränderung, als bis sie endlich von einem Frosch verschlungen werden. Dann wandern sie durch die Trachea desselben in die Lungen ein und entwickeln sich rasch zur ausgewachsenen Form. Es sind bisher in der Froschlunge noch keine eigentlichen Männchen gefunden worden, SCHNEIDER (No. 390) hat aber gezeigt, dass die sogenannten Weibchen in Wirklichkeit Hermaphroditen sind, indem dieselbe Keimdrüse sowohl Spermatozoen als Eier liefert, von denen sich erstere früher entwickeln [1]). Der merkwürdigste Zug in dieser Lebensgeschichte ist der Umstand, dass die Larven dieser Species in dem Stadium, welches dem freien Larvenstadium der übrigen Formen entspricht, geschlechtsreif werden und eine zweite freie Larvengeneration erzeugen, welche sich zur ausgewachsenen Form entwickelt, wenn sie abermals in den ursprünglichen Wirth eindringen kann. Wir haben hier also einen etwas absonderlichen Fall von Heterogamie vor uns, wie diese in der Einleitung definirt wurde.

Zu den Nematoden mit einem einzigen Wirth gehört auch eine im Weizen schmarotzende Form. Dieselbe *(Anguillula scandens)* bewohnt im ausgewachsenen Zustand die Weizenähren, in denen sie ihre Eier ablegt. Nach dem Ausschlüpfen kapseln sich die Larven ein, gelangen aber später nach dem Absterben der Pflanze ins Freie. Nun leben sie einige Zeit in feuchter Erde, wandern aber schliesslich in junge Weizenähren ein und werden daselbst geschlechtsreif.

Die zweite Gruppe parasitischer Nematoden, diejenige mit zwei Wirthen, lässt sich in zwei Untergruppen theilen, jenachdem die Larve ein freies Dasein führt, bevor sie in ihren ersten oder Zwischenwirth gelangt, oder aber noch innerhalb der Eischale in diesen aufgenommen wird. In der Mehrzahl der Fälle leben die Larvenformen in be-

[1]) LEUCKART scheint mit dem Hermaphroditismus dieser Formen nicht einverstanden zu sein und vielmehr die Möglichkeit anzunehmen, dass sich die Eier parthenogenetisch entwickeln könnten.

sonderen Bindegewebskapseln, manchmal auch frei in den Geweben ihres Zwischenwirthes; die ausgewachsenen Thiere aber bewohnen ebenso wie andere parasitische Nematoden den Darmcanal.

Spiroptera obtusa sei als Beispiel der Nematoden mit zwei Wirthen angeführt, deren Embryo noch im Eizustande in seinen Zwischenwirth gelangt. Die fertige Form ist ein Parasit der Maus; ihre Eier gehen mit den Excrementen aus dem Darmcanal ab und finden sich häufig auf Getreideböden u. s. w. Wird nun ein solches Ei vom Mehlwurm (der Larve von *Tenebrio)* verschluckt, so gelangt es in die Leibeshöhle desselben und macht hier seine weitere Entwicklung durch. Nach fünf Wochen etwa kapselt sich der Embryo zwischen den „Fettkörpern" des Mehlwurms ein. Er macht dann eine Häutung durch, und wenn nun der Mehlwurm sammt seinem Parasiten von einer Maus gefressen wird, so verlässt dieser seine Kapsel und entwickelt sich zur geschlechtsreifen Form.

Als Beispiele des Lebenslaufes, in welchem vor den Zwischenwirth ein freier Zustand fällt, lassen sich *Cucullanus elegans* und *Dracunculus* anführen. Der ausgewachsene *Cucullanus elegans* schmarotzt im Darmcanal des Barsches und anderer Süsswasserfische. Er ist vivipar und seine Jungen gelangen nach der Geburt ins Wasser. Darauf werden sie zu Parasiten von *Cyclops*, indem sie von seinem Mund in den Darmcanal und von da in seine Leibeshöhle eindringen. Bald nachher häuten sie sich, wobei sich ihr Oesophagus in einen musculösen Schlundkopf und einen eigentlichen drüsigen Oesophagus scheidet. Sie wachsen sehr rasch in die Länge und bekommen bei einer zweiten Häutung eine eigenthümliche becherförmige Mundhöhle, die bereits derjenigen des Erwachsenen ähnlich ist. Eine Einkapselung findet nicht statt und so lange der Wurm in dem *Cyclops* verweilt, kommt es auch zu keiner weiteren Entwicklung desselben; sobald aber der *Cyclops* von einem Barsch verzehrt wird, macht der Wurm eine nochmalige Häutung durch und erreicht bald die Geschlechtsreife.

Die Beobachtungen von FEDSCHENKO an *Dracunculus medinensis* [1]), welcher im Unterhautbindegewebe des Menschen lebt, scheinen darzuthun, dass er eine ähnliche Metamorphose erleidet wie *Cucullanus*. Ausserdem zeigen auch die Larven beider Formen grosse Aehnlichkeit mit einander. Die von *Dracunculus* gelangt ins Wasser und bahnt sich dann ihren Weg in die Leibeshöhle eines *Cyclops*, indem sie sich durch die zarte Haut zwischen den Segmenten an der Bauchfläche durchbohrt. In der Leibeshöhle macht sie eine Häutung und die weitere Entwicklung durch. Hat sie aber einmal eine gewisse Stufe erreicht, so wächst sie nicht weiter, wenn sie auch noch so lange im *Cyclops* verweilt. Ihr ferneres Schicksal ist unbekannt, wahrscheinlich ist aber der Mensch der nächste Wirth, in welchem sie die Geschlechtsreife erlangt. In diesem Zustand kennt man aber nur Weibchen von *Dracunculus*, weshalb schon mehrfach die Vermuthung ausgesprochen wurde, die scheinbaren Weibchen möchten wie bei *Ascaris nigrovenosa* in Wirklichkeit Hermaphroditen

[1]) Siehe LEUCKART, *Die menschlichen Parasiten*, Vol. II, p. 704.

sein, deren männliche Geschlechtsorgane vor den weiblichen zur Ausbildung kämen.

Ein anderer sehr merkwürdiger menschlicher Parasit, welcher zu derselben Gruppe gehört wie *Dracunculus*, ist *Filaria sanguinis hominis* oder *Filaria Bancrofti* [1]).

Die geschlechtliche Form lebt in warmen Klimaten in den Geweben des Menschen und erzeugt eine Menge von Larven, welche ins Blut übergehen und manchmal mit dem Harn entleert werden. Im Blute entwickeln sich die Larven nicht weiter und sterben nach einiger Zeit, sofern sie nicht in einen Zwischenwirth übergeführt werden. Aus einigen allerdings noch keineswegs sichergestellten Beobachtungen scheint hervorzugehen, dass, wenn das Blut eines inficirten Menschen von einer Moskitomücke eingesogen wird, die Larven sich im Darmcanal der Mücke weiter entwickeln, dann ein mehr oder weniger vollständiges Ruhestadium durchlaufen und schliesslich bedeutend an Grösse zunehmen, um nach dem Tode der Mücke ins Wasser zu gelangen. Von hier werden sie wahrscheinlich direct oder indirect in den menschlichen Darm übergeführt, bohren sich von da aus in die Gewebe ein, in denen sie parasitisch leben, und werden geschlechtsreif.

Die wohlbekannte *Trichina spiralis* hat einen von dem der übrigen Nematoden abweichenden Lebenslauf, jedoch ist kein Zweifel, dass sie in Hinsicht darauf noch am ehesten mit den letzterwähnten Formen zusammenzustellen wäre. Die Eigenthümlichkeit im Verhalten der Trichinen besteht darin, dass die im Darmcanal frei gewordenen Embryonen in der Regel durch die Wandungen desselben hindurch und in das Muskelgewebe eindringen, wo sie sich einkapseln, statt aus dem Darmcanal des einen Wirthes abzugehen und dann erst nach dem Eintritt in einen neuen Wirth sich einzukapseln. Gelegentlich jedoch kommt eine solche Auswanderung vor und dann ist der Lebenslauf von *Trichina spiralis* beinah identisch mit demjenigen mehrerer Formen des dritten Typus. Die Trichine lebt im Menschen wie im Schwein, aber auch in der Ratte, der Maus, der Katze, dem Fuchs und in anderen Thieren, die sich von ersteren nähren. Künstlich lässt sie sich auch auf verschiedene Pflanzenfresser (Kaninchen, Meerschweinchen, Pferd) und selbst auf Vögel übertragen.

Die geschlechtliche Form bewohnt den Darmcanal. Das Weibchen ist vivipar und erzeugt zahllose Embryonen, welche die Darmwandungen ihres Wirthes durchsetzen und längs der Bindegewebszüge weiter wandern, bis sie in die Muskeln gelangen. Hier entwickeln sich die Embryonen, welche bis dahin auf sehr unvollkommenem Zustand verblieben waren, äusserst rasch und gehen schliesslich innerhalb eines von Sarkolemm umgebenen Raumes in ein Ruhestadium über. Nach innen vom Sarkolemm bildet sich für jede Larve noch eine feste Kapsel, die sogar nach einigen Monaten verkalkt, und nach Atrophie des Sarkolemms entsteht rings um jene eine besondere Bindegewebsschicht. In dieser Kapsel kann die Larve lange Zeit, selbst zehn Jahre und noch länger leben, ohne sich

[1]) Siehe D. P. Mason, „On the development of Filaria sanguinis hominis." *Journ. of the Linnean Soc.*, Vol. XIV, No. 75.

weiter zu entwickeln; wird aber schliesslich das inficirte Fleisch von einer geeigneten Form, z. B. das des Schweines vom Menschen verzehrt, so erreicht der Ruhezustand der Larve sein Ende und sie wird im Darmcanal des neuen Wirthes bald geschlechtsreif.

Gordioidea. Die bereits beschriebene Larve von *Gordius* dringt gewöhnlich in die Larve von *Chironomus* ein, wo sie sich einkapselt. Wird dann *Chironomus* von einem Fisch verzehrt (VILLOT, No. 391) (*Phoxinus laevis* oder *Cobitis barbatula*), so durchsetzt die Larve die Darmwandung ihres neuen Wirthes, kapselt sich abermals ein und verharrt einige Zeit in der Ruhe. Schliesslich aber, im nächsten Frühjahr, verlässt sie ihre Kapsel, kehrt wieder in den Darm zurück und gelangt mit den Faeces ins Freie. Nun macht sie eine allmähliche Metamorphose durch, in deren Verlauf sie ihr geringeltes Aussehen und ihre Kopfbewaffnung verliert, bedeutend an Länge zunimmt, einen Bauchnervenstrang erhält, endlich aber, wenn sich die Geschlechtsorgane entwickeln, ihren Darmcanal grösstentheils wieder einbüsst.

Junge Exemplare von *Gordius* sind mehrfach in verschiedenen auf dem Lande lebenden carnivoren Insecten angetroffen worden, ohne dass man über die Bedeutung dieser Thatsache im klaren wäre.

LITERATUR.

383) O. BÜTSCHLI. „Entwicklungsgesch. d. Cucullanus elegans." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd XXVI. 1876.

384) T. S. COBBOLD. *Entozoa.* Groombridge and Son, 1864.

385) T. S. COBBOLD. *Parasites; A Treatise on the Entozoa of Man and Animals.* Churchill, 1879.

386) O. GALEB. „Organisation et développement des Oxyuridés, etc." *Archives de Zool. expér. et génér.*, Vol. VII. 1878.

387) R. LEUCKART. *Untersuchungen üb. Trichina spiralis*, 2. Ausg. Leipzig, 1866.

388) R. LEUCKART. *Die menschlichen Parasiten*, Bd. II. 1876.

389) H. A. PAGENSTECHER. *Die Trichinen nach Versuchen dargestellt.* Leipzig, 1865.

390) A. SCHNEIDER. *Monographie d. Nematoden.* Berlin, 1866.

391) A. VILLOT. „Monographie des Dragonneaux (Gordioidea)." *Archives de Zool. expér. et génér.*, Vol. III. 1874.

ACANTHOCEPHALA.

Die Acanthocephalen scheinen stets vivipar zu sein. Zur Zeit der Befruchtung ist das Ei eine nackte Zelle, in welchem Zustande es auch die ersten Furchungsstadien durchmacht.

Die Furchung verläuft inaequal (LEUCKART, No. 393), ob sich aber eine epibolische Gastrula bildet, ist nicht sicher ausgemacht.

Noch vor dem Ende der Furchung entwickeln sich rings um das Ei dicke schützende Membranen, gewöhnlich drei an Zahl, von denen die mittlere am dicksten ist. Nach der Furchung verschmelzen die centralen Zellen des Eies zu einer körnigen Masse, während die peripherischen Zellen in einer wenig späteren Periode ein durchsichtigeres Syncytium darstellen. Am Vorderende des Embryos tritt dann eine oberflächliche Cuticula auf, welche vorn einen Hakenkranz trägt.

Nun gelangt der Embryo mit den Excrementen aus dem Darmcanal

des Wirbelthiers, in welchem sein Erzeuger lebt, ins Freie, um dann von irgend einem wirbellosen Wirth verschlungen zu werden[1]).

Im Darmcanal des wirbellosen Wirthes entledigt sich die Larve ihrer Hüllen und erscheint nun in Form eines langgestreckten Kegels, der vorne mit einer schräg stehenden Scheibe endigt, welche etwas gegen die ventrale Fläche geneigt und mit Haken bewaffnet ist. Zwischen ihr und der bereits erwähnten körnigen Masse, welche aus den centralen Zellen des Embryos hervorgegangen war, liegt ein ziemlich ansehnlicher solider Körper. LEUCKART glaubt, dass dieser Körper einen rudimentären functionslosen Pharynx repräsentire, während die körnige Masse seiner Ansicht nach ein ebenso functionsloser und rudimentärer Darmcanal ist. Die Leibeswand wird von einer halbflüssigen inneren, den rudimentären Darmcanal, wenn er dies ist, umgebenden Schicht und einer äusseren, unmittelbar unter der Cuticula liegenden Wandung gebildet.

Der fertige *Echinorhynchus* entsteht nun durch einen merkwürdigen Entwicklungsprocess im Innern der Larve, deren Haut das Einzige ist, was in den Körper des Erwachsenen übergeht.

Bei *Echinorhynchus proteus* bleibt die Larve während der Bildung des fertigen Thieres beweglich, die andern Formen aber machen ihre Metamorphose während eines Ruhezustandes der Larve durch.

Die Organe des Erwachsenen differenziren sich aus einer Zellmasse, welche das Product der centralen körnigen Masse des Embryos zu sein scheint und von LEUCKART als Embryokern bezeichnet wird. Derselbe theilt sich in vier reihenweise angeordnete Zellgruppen, von denen die vorletzte am grössten ist und sich sehr bald differenzirt in 1) eine peripherische Schicht und 2) eine aus zwei Körpern bestehende centrale Masse. Die peripherische Schicht dieses Segments breitet sich vor- und rückwärts aus und umfasst die übrigen Segmente mit Ausnahme des Vorderendes des ersten, welches unbedeckt bleibt. Aus dieser Hülle gehen das splanchnische und das somatische Mesoblast des fertigen Wurmes hervor. Von den darin steckenden vier Zellgruppen liefert die vorderste den Rüssel, die nächste das Ganglion, die dritte, aus zwei Körpern bestehend, die paarigen Geschlechtsorgane, und die vierte die Ausführgänge der letzteren. Der ganze Complex wächst rasch in die Länge, wobei sich die umhüllende Membran in zwei Schichten spaltet; aus der äusseren entsteht die Muskelwand des Körpers (das somatische Mesoblast), aus der inneren die Muskelscheide des Rüssels und das sogenannte Hoden- resp. Eierstocksligament, das die Geschlechtsorgane umgibt. Wir können diese innere Schicht trotz des Mangels eines Darmcanals als splanchnisches Mesoblast bezeichnen. Der Raum zwischen den beiden Mesoblastschichten stellt die Leibeshöhle dar.

Die verschiedenen Theile des Erwachsenen fahren fort sich zu differenziren, je mehr das Ganze an Umfang zunimmt. An den Ge-

[1]) *Echinorhynchus proteus*, welcher im ausgewachsenen Zustand verschiedene Süsswasserfische bewohnt, durchläuft seinen Larvenzustand in der Leibeshöhle von *Gammarus pulex*. *Ech. angustatus*, ein Parasit des Barsches, findet sich als Larve in der Leibeshöhle von *Asellus aquaticus*. *Ech. gigas*, welcher im Schweine lebt, macht seine Larvenstadien nach SCHNEIDER (No. 394) in Maden durch.

schlechtsorganen zeigen sich sehr bald Andeutungen ihrer Ausbildung zu Hoden oder Ovarien. Beim Männchen bleiben die beiden Massen kugelig, während sie sich beim Weibchen verlängern; die Anlage der Ausführgänge gliedert sich in beiden Geschlechtern in drei Abschnitte. Die merkwürdigsten Veränderungen aber erleidet die Anlage des Rüssels.

In ihrem Innern entsteht nämlich eine Höhlung, deren Wandung jedoch am Vorderende bald verschwindet. Um dieselbe Zeit füllt der Körper des Thieres bereits vollständig die Larvenhaut aus, an der er sich bald darauf befestigt. Nun wird die hohle Rüsselanlage ausgestülpt und stellt eine Papille am Ende des Körpers dar, welche der Larvenhaut unmittelbar anliegt. Diese Papille mit der sie überziehenden Larvenhaut wird zum bleibenden Rüssel. Die ursprüngliche Larvencuticula wird aber entweder jetzt oder schon früher abgeworfen und es entwickelt sich eine neue. Die Haken des Rüssels entstehen aus Zellen der erwähnten Papille, die als konische Vorragungen durch die Larvenhaut hindurchwachsen und auf ihrer Spitze einen Chitinhaken ausscheiden. Die übrige Larvenhaut wird zur Haut des Erwachsenen und entwickelt in einer späteren Periode in ihrer tieferen Schicht den eigenthümlichen, für die Acanthocephalen so charakteristischen Gefässplexus. Die vorderen ovalen Anhangsgebilde der Cutis des fertigen Thieres, die sogenannten Lemnisci, sind Auswüchse der Larvenhaut.

Der *Echinorhynchus* hat mit Ablauf dieser Veränderungen thatsächlich den Bau des Erwachsenen erlangt, im Weibchen aber machen die Ovarien um diese Zeit insofern noch bemerkenswerthe Veränderungen durch, als sie in eine Anzahl kugeliger Massen zerfallen, welche im Lumen des Eierstocksligaments liegen und auch in die Leibeshöhle hinausgelangen.

Der junge *Echinorhynchus* muss nun aber noch in seinen bleibenden Wirth übergeführt werden (der sich von seinem Zwischenwirth nährt), bevor er die Geschlechtsreife erlangt.

LITERATUR.

392) R. Greeff. „Untersuchungen über d. Bau u. d. Entwickl. des Echin. miliarius." *Archiv f. Naturgesch.* 1864.

393) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten*, Vol. II. S. 801 ff. 1876.

394) An. Schneider. „Ueber d. Bau d. Acanthocephalen." *Archiv f. Anat. u. Phys.* 1868.

395) G. R. Wagener. *Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Eingeweidewürmer.* Haarlem, 1865.

XVII. CAPITEL.

TRACHEATA.

PROTOTRACHEATA.

Die wichtigen Untersuchungen von MOSELEY (No. 396) über *Peripatus capensis* haben die Verwandtschaft dieser Form mit den tracheaten Arthropoden über allen Zweifel erhoben und ihre zahlreichen primitiven Charaktere, wie z. B. die überall zerstreuten Tracheenöffnungen, die unvollkommen gegliederten Extremitäten, die divergirenden Nervenstränge mit unvollkommen ausgebildeten Ganglien und die Nephridien (Segmentalorgane[1]) würden ihrer Entwicklungsgeschichte ein ganz besonderes Interesse verleihen. Leider war MOSELEY wegen Mangels an Material nicht im stande, eine ebenso vollständige Untersuchung ihrer Entwicklung wie ihrer Anatomie zu



Fig. 167. Ausgewachsenes Individuum von *Peripatus capensis*. Natürliche Grösse. (Aus MOSELEY.)

liefern. Der jüngste von ihm beobachtete Embryo war bereits theilweise gegliedert und im Ei zusammengerollt (Fig. 168 *A*). Die Scheitellappen gleichen im allgemeinen denen der Arthropoden und weichen von den praeoralen Lappen der Chaetopoden oder der Discophoren ab. Sie sind auch nicht durch eine quere Einschnürung gegen die nachfolgenden Segmente abgegrenzt. Bereits haben sich die drei Embryonalschichten differenzirt und das Innere des Embryos ist mit einer bräunlichen Masse ausgefüllt — den Resten des Dotters —

[1] F. M. BALFOUR, „On certain Points in the Anatomy of *Peripatus capensis*.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX, 1879.

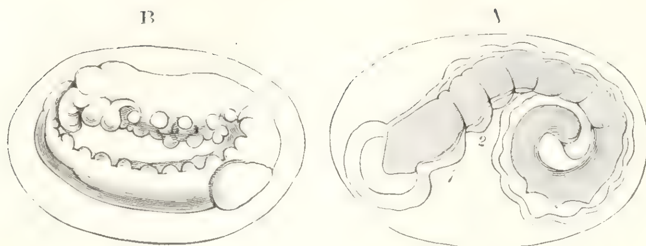


Fig. 168. Zwei Entwicklungsstadien von *Peripatus capensis*. (Nach MOSELEY.)
A. Jüngstes bisher beobachtetes Stadium, vor dem Auftreten der Gliedmaassen.
B. Späteres Stadium nach Entwicklung der Gliedmaassen und Antennen.
Beide Figuren stellen die Larve in ihrer natürlichen Lage innerhalb des Eies dar.
1 und *2*. Erster und zweiter postoraler Anhang.

welche wahrscheinlich von einer besonderen Darmwandung umschlossen wird und entsprechend der Gliederung des Körpers lappig ausgebuchtet erscheint. Eine Mundeinstülpung ist noch nicht vorhanden, aber zwei Paar schwacher Vorragungen bezeichnen die Anlagen der beiden vordersten postoralen Anhänge.

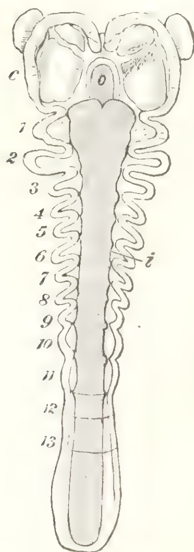


Fig. 169. Embryo von *Peripatus capensis*, wenig älter als Fig. 168 *A*, gerade gestreckt. (Nach MOSELEY.)
a. Antennen; *o.* Mund; *i.* Darmcanal; *c.* Scheitellappen; *1, 2, 3* etc. postorale Anhänge.

Das einzige Antennenpaar bildet sich im nächsten Stadium und darauf folgen die übrigen postoralen Anhänge, welche hinter einander und etwas später auftreten als die Segmente, denen sie angehören.

Nun rollt sich der hinterste Abschnitt des Körpers ein und der ganze Embryo erscheint im Ei einmal auf sich selbst zusammengekrümmt (Fig. 168 *B*).

Der Mund kommt in Form einer spaltförmigen Oeffnung zwischen und unter den Scheitellappen zum Vorschein. Zu jeder Seite desselben und etwas dahinter wächst ein Anhang hervor — das erste postorale Anhangspaar (Fig. 169, *1*) — während vor und hinter ihm die Ober- und Unterlippe entstehen. Jene beiden Anhänge wenden sich dann einwärts gegen den Mund und ihre Basalabschnitte werden allmählich durch zwei Fortsätze von der Scheitelgegend her überwachsen (Fig. 170, *m*). Alle diese Gebilde helfen zusammen eine Art secundäre Mundhöhle darstellen, welche in einer späteren Periode dadurch noch mehr vervollständigt wird, dass die Fortsätze der Scheitelregion über dem Munde zusammenstossen, die Oberlippe bedecken und fast bis zur Basis des zweiten Paares postoraler Anhänge rückwärts wachsen.

Die Antennen beginnen sich schon frühe zu gliedern und während des ganzen Embryonallebens fügen sich neue Glieder an, bis im fertigen Zustande volle dreissig Glieder vorhanden sind. Ich halte es für wahrscheinlich (obgleich Moseley der entgegengesetzten Ansicht ist), dass die paarigen Fortsätze der Scheitellappen, aus denen die kreisförmige Lippe des ausgebildeten Thieres hervorgeht, um ihrer späten Entwicklung willen nicht als wahre Gliedmaassen zu betrachten sind. Das zunächst auf die Antennen folgende Paar wären demnach die ersten postoralen Anhänge. Sie allein treten in Beziehung zum Munde. An ihren Enden entsteht je ein Paar ähnlicher Klauen wie an den Gangbeinen (Fig. 171). Das nächste und grösste Gliedmaassenpaar des Embryos sind die Mundpapillen, welche sich hauptsächlich dadurch auszeichnen, dass sie die Ausführgänge der Schleimdrüsen enthalten, welche an ihrer Basis ausmünden. Sie entbehren der Klauen. Die folgenden Anhänge werden mit der Zeit unvollkommen fünfgliedrig und an den Enden ihrer Terminalglieder entstehen in Einsenkungen der Haut zwei Klauen als Cuticularüberzüge von Papillen.

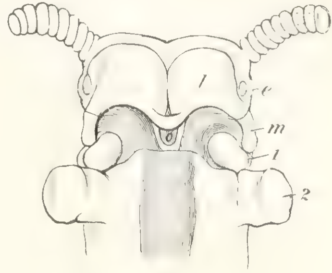


Fig. 170. Ventralansicht des Kopfes eines Embryos von *Peripatus capensis* in einem späten Entwicklungsstadium.
l. Epiblastverdickung des Scheitellappens, welche das obere Schlundganglion liefert; *m.* Fortsatz des Scheitellappens, der über den ersten postoralen Anhang hinweg nach hinten wächst; *o.* Mund; *e.* Auge; *1* und *2.* Erstes und zweites Paar der postoralen Anhänge.

An ein paar von Moseley mir überlassenen Exemplaren war ich im stande, selbst einige Beobachtungen über den inneren Bau der Embryonen anzustellen. Dieselben sind allerdings nur auf wenige Stadien beschränkt, indem ein Exemplar nur um ein Geringes jünger, die übrigen wenig älter waren als der in Fig. 168 *B* dargestellte Embryo. Das Epiblast besteht aus einer Schicht säulenförmiger Zellen, erlangt aber an der Bauchfläche die Dicke von zwei Lagen, mit Ausnahme der Medianlinie, wo sich eine deutliche Furche findet und das Epiblast viel dünner ist (Fig. 172).

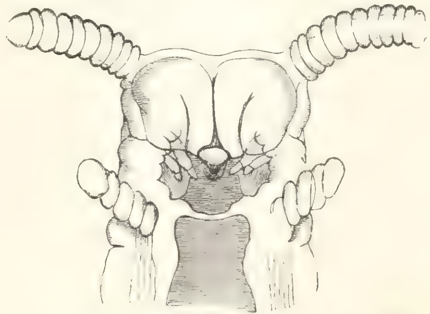


Fig. 171. Kopf eines *Peripatus*embryos (Aus Moseley.)
Die Abbildung zeigt die Kiefer (Mandibeln) und neben denselben Epiblasteinstülpungen, welche zu den oberen Schlundganglien werden. Die Antennen, die Mundhöhle und die Mundpapillen sind gleichfalls sichtbar.

Das Nervensystem des Rumpfes legt sich in Gestalt zweier selbständiger Epiblaststränge an. Dieselben haben sich bei meinem jüngeren Exemplar kaum vom Epiblast gesondert, sind aber bei den älteren ganz unabhängig geworden (Fig. 172, *v.n*) und werden theilweise vom Mesoblast umhüllt.

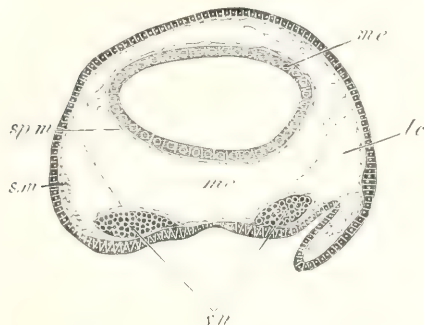


Fig. 172. Querschnitt durch den Rumpfabschnitt eines *Peripatus*embryos. Derselbe war etwas jünger als der in Fig. 171 abgebildete.
sp.m. Splanchnisches, *s.m.* somatisches Mesoblast. *mc.* Mediane, *lc.* seitliche Abtheilung der Leibeshöhle. *v.n.* Ventraler Nervenstrang. *me.* Mesenteron.

Die oberen Schlundganglien entstehen als Verdickungen des Epiblasts an der Ventralseite der Scheitellappen vor dem Stomodaeum. Sie sind in Fig. 170 mit *l* bezeichnet. Anfänglich haben die Verdickungen der beiden Seiten keinen Zusammenhang unter sich. Zu einer späteren Zeit wächst eine Einstülpung in jeden dieser Lappen hinein. Die Oeffnungen derselben erstrecken sich von der Mundhöhle aus nach vorn, wie in Fig. 171 dargestellt ist [1]). Später verschliessen sich die Oeffnungen und die Wände der Einstülpungen liefern einen grossen Theil der oberen Schlundganglien des Embryos.

Aehnliche Epiblasteinstülpungen tragen zur Bildung dieser Theile bei anderen Tracheaten bei. Sie sind im Folgenden für Insecten, Spinnen und Scorpione beschrieben. Auch die Lage der oberen Schlundganglien an der Ventralseite der Scheitellappen stimmt mit derjenigen bei anderen Tracheaten überein.

Das Mesoblast setzt sich bei meinem jüngsten Embryo aus zerstreuten Zellen in dem ziemlich weiten Raume zwischen Mesenteron und Epiblast zusammen. Auf der Aussenseite der Nervenstränge liegen zwei deutlich abgegrenzte Mesoblaststreifen. In einem späteren Stadium hat sich das Mesoblast in eine somatische und eine splanchnische Schicht geschieden, die beide sehr dünn sind, aber durch quere Muskelzüge unter sich verbunden werden (Fig. 172). Es finden sich auch zwei besondere longitudinale Septen, welche die Leibeshöhle in drei Abtheilungen sondern, in eine mediane *(mc)*, welche das Mesenteron, und zwei seitliche *(lc)*, welche die Nervenstränge enthalten. Diese Theilung der Leibeshöhle persistirt, wie ich bereits anderwärts gezeigt habe, auch im erwachsenen Zustand. Eine ähnliche Scheidung findet man bei manchen Chaetopoden, z. B. *Polygordius*.

Eine Gliederung des Mesoblasts in Somiten nachzuweisen wollte mir

[1] Diese Abbildung ist MOSELEY's Arbeit entnommen. Die Epiblasteinstülpungen sind darauf sehr richtig wiedergegeben, und obgleich MOSELEY dies im Texte nicht erwähnt, so theilte er mir doch nachträglich mit, dass er schon längst auf die Homologie dieser Falten mit denselben Gebilden bei verschiedenen andern Tracheaten aufmerksam geworden sei.

nicht gelingen und ich bin deshalb ziemlich sicher, dass dies wenigstens auf den von mir untersuchten Stadien nicht der Fall war.

Wie bei den Embryonen der Myriapoden, Spinnen etc. setzt sich die Leibeshöhle in die Gliedmaassen fort.

Auch der Scheitellappen enthält einen wohlentwickelten Abschnitt der Leibeshöhle, welcher über und vor der Anlage der oberen Schlundganglien liegt.

Der Darmcanal setzt sich aus einem Mesenteron (Fig. 172), einem Stomodaeum und einem Proktodaeum zusammen. Auf den von mir untersuchten Altersstufen besteht die Wandung des Mesenterons aus einer einfachen Schicht von Zellen mit Dotterpartikelchen, welche ein von Dotter freies Lumen umschliessen. Bemerkenswerth ist, wie weit sich das Mesenteron nach vorn erstreckt.

Das Stomodaeum ist im früheren Stadium eine einfache Grube, welche zwar an das Mesenteron stösst, sich aber nicht in dasselbe öffnet. In den späteren Stadien complicirt sich die äussere Oeffnung der Grube durch die bereits beschriebenen Bildungen. Das Proktodaeum stellt eine mässig tiefe Einsenkung nahe dem Hinterende des Körpers dar.

Das Vorhandensein eines Tracheensystems [1]) ist fast für sich allein schon genügend, um die Verwandtschaft von *Peripatus* mit den Tracheaten darzuthun, trotz der Gegenwart von Nephridien. Die embryologischen Verhältnisse der Scheitellappen, der Gliedmaassen und Klauen erheben endlich diese Folgerung über allen Zweifel. Wenn der Leser die Abbildung von *Peripatus* mit derjenigen eines Scorpion- oder Spinnenembryos (Fig. 196 *A* und Fig. 200 *C*) oder noch besser mit Metschnikoff's Abbildung von *Geophilus* (No. 399), Taf. XXI, Fig. 11 vergleicht, so wird er sich über diesen Punkt vollständig beruhigen.

Die Homologien der vordersten Gliedmaassen sind nicht leicht zu bestimmen; da mir aber nicht genügende Beweise für die Rückbildung eines der vorderen Anhänge vorzuliegen scheinen, so kann man die ersten in die Lippen eingebetteten postoralen Anhänge provisorisch als den Mandibeln und die Mundpapillen als dem ersten Maxillenpaar entsprechend auffassen etc. Moseley spricht sich hierüber etwas zweifelhaft aus und schwankt zwischen der Ansicht, die Mundpapillen als Aequivalente des zweiten Maxillenpaars (weil sie die Oeffnungen der Schleimdrüsen enthalten, die er mit den Spinndrüsen der Raupen vergleicht) oder der Giftklauen (des vierten post oralen Gliedmaassenpaars) der Chilopoda (wegen der Giftdrüsen, die er für vielleicht homolog mit den Schleimdrüsen hält) zu beurtheilen.

Für keine dieser Ansichten scheinen mir die Gründe zwingend genug zu sein. Noch an verschiedenen andern vorderen Gliedmaassen der Tracheaten befinden sich Drüsenmündungen, wie z. B. die der Giftdrüsen an den Cheliceren (Mandibeln) der Spinnen, und anderseits gibt es einige Spuren einer Drüse bei den Insecten, welche dem ersten Maxillenpaar

[1]) Die mit Tracheen versehenen Exemplare, welche mir Moseley zur Verfügung stellte, genügen vollkommen, um jeden Zweifel an der allgemeinen Zuverlässigkeit seiner Beschreibung des Tracheensystems zu zerstreuen.

zukommt und welche wohl mit der Schleimdrüse von *Peripatus* verglichen werden könnte. Aus den bereits angeführten Gründen halte ich die Fortsätze der Kopflappen, welche die Lippen bilden, nicht für ein Paar wirklicher Gliedmaassen.

LITERATUR.

396 H. N. Moseley. „On the Structure and Development of Peripatus capensis." *Phil. Trans.*, Vol. 164, 1874.

MYRIAPODA[1].

Chilognatha. Die ersten Entwicklungsstadien der Chilognathen sind von Metschnikoff und Stecker untersucht worden, allein ihre Berichte lauten so widersprechend, dass sie sich kaum vereinbaren lassen.

Nach Metschnikoff, welcher die folgenden vier Arten untersuchte: *Strongylosoma Guerinii, Polydesmus complanatus, Polyxenus lagurus* und *Julus Moneletei*, ist die Furchung zuerst vollständig und regulär; wenn aber die Segmente noch ansehnlich gross sind, wird die reguläre Furchung durch das Auftreten einer Anzahl kleiner Zellen an verschiedenen Stellen der Oberfläche verdrängt, welche mit der Zeit ein continuirliches Blastoderm herstellen.

Das Blastoderm verdickt sich dann an der Ventralfläche und stellt so eine Bauchplatte dar [2]).

[1] Für diesen Abschnitt gilt folgende Eintheilung der Myriapoden:
I. Chilognatha. (Millipedes.)
II. Chilopoda. (Centipedes)

[2] Stecker's No. 400 Beobachtungen wurden an den Eiern von *Julus fasciatus*, *Julus foetidus*, *Craspedosoma marmoratum*, *Polydesmus complanatus* und *Strongylosoma pallipes* angestellt, und obgleich er die Schnittmethode verwendete, so lassen sie doch manche Punkte noch sehr im Dunkeln und scheinen mir überhaupt nicht viel Vertrauen zu verdienen. Die beiden Species von *Julus* und *Craspedosoma* machen nach Stecker beinah genau dieselbe Entwicklung durch. Das Ei besteht schon vor der Furchung aus zwei verschiedenen Substanzen, einem centralen Protoplasma und einem peripherischen Deutoplasma. Es zerfällt zuerst in zwei gleiche Segmente, während gleichzeitig ein Theil des centralen Protoplasmas in Form zweier heller flüssiger Segmente nach der Oberfläche wandert. Soweit setzt sich das Ei nun aus zwei Dottersegmenten mit zwei Protoplasmasegmenten zusammen. Die beiden ersteren theilen sich dann in vier unter Erzeugung zweier neuer Protoplasmasegmente. Die vier Protoplasmasegmente stellen nun den oberen oder animalen Eipol dar und nehmen die Lage der spätern Bauchplatte ein. Die Dottersegmente bilden den unteren Pol, welcher jedoch in Beziehung zum künftigen Thier dorsal liegt. Die Protoplasmasegmente nehmen durch regelmässige Theilung an Zahl zu und ordnen sich in drei Reihen, von denen die beiden äusseren rasch über die Dottersegmente hinüberwachsen. Im Innern des Eies soll sich eine grosse Furchungshöhle befinden.

Nach Stecker's Schilderung scheint es, als ob die Dottersegmente (das Hypoblast) hierauf in gewöhnlicher Weise eingestülpt würden, so dass sie einen Magenraum umschliessen, welcher sich durch einen Blastoporus nach aussen öffnet; allein es ist kaum anzunehmen, dass eine typische Gastrula, wie sie Stecker darstellt, wirklich im Entwicklungscyklus der Chilognathen vorkommt.

Das Mesoblast soll vorzugsweise vom Epiblast abstammen. Letztere Schicht reducirt sich in der Gegend der späteren Bauchplatte auf zwei Zellreihen, von denen die innere durch Theilung ihrer Elemente dem Mesoblast den Ursprung gibt. — Die Entwicklung von *Polydesmus* und *Strongylosoma* weicht nicht erheb-

Unsere wichtigsten Quellen über die allgemeine Embryologie der Chilognathen bilden die Arbeiten von NEWPORT (No. 397) und METSCHNIKOFF (No. 398). Die Entwicklung von *Strongylosoma* kann so ziemlich als Typus für die ganze Gruppe hingestellt werden und demnach bezieht sich auch das Folgende, soweit nicht das Gegentheil bemerkt ist, nur auf die von METSCHNIKOFF untersuchte Art von *Strongylosoma*.

Nach der Furchung und Bildung der Keimblätter tritt als erstes wahrnehmbares Gebilde eine quere Furche in der Epiblastverdickung an der Ventralseite des Embryos auf. Dieselbe vertieft sich rasch und veranlasst eine ventrale Krümmung des Embryos (Fig. 173 *A*, *x*),

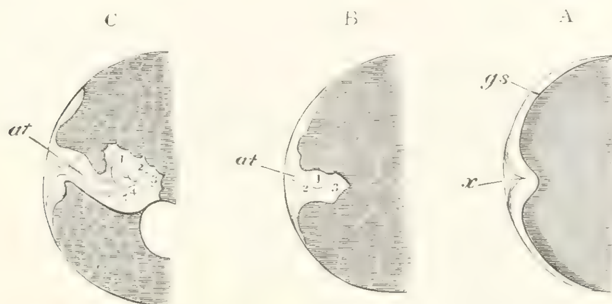


Fig. 173. Drei Entwicklungsstadien von *Strongylosoma Guerinii*. (Nach METSCHNIKOFF.)
A. Embryo vom elften Tage mit dem Anfang der ventralen Krümmung (*x*).
B. Embryo mit drei Paaren postoraler Anhänge.
C. Embryo mit fünf Paaren postoraler Anhänge.
gs. Bauchplatte; *at*. Antennen; *1—5*. Postorale Anhänge; *x*. Krümmungsstelle der Bauchplatte.

welche bei *Julus* viel später erst zum Vorschein kommt als bei *Strongylosoma* und *Polyxenus*. Bald nach der Bildung der queren Furche erscheint ein Paar Anhänge, das zu den Antennen wird, und gleich darauf folgen der Reihe nach die nächsten drei Paare von Anhängen. Alle diese Theile entstehen in dem nach innen gefalteten Abschnitt der ventralen Blastodermverdickung (Fig. 173 *B*). Dieselbe hat in der Zwischenzeit auch eine longitudinale Furche bekommen; ob diese aber mit der Bildung des Nervensystems zusammenhängt

lich von derjenigen von *Julus* ab. Das Protoplasma nimmt hier von Anfang an eine oberflächliche Lage am obern Pole ein. Die Furchung beginnt am unteren Pole, wo hauptsächlich der Nahrungsdotter liegt! Die Gastrula soll derjenigen von *Julus* ähnlich sein. Das Mesoblast entsteht bei *Polydesmus* als eine vom Epiblast sich abspaltende Zellschicht, bei *Strongylosoma* dagegen als Wucherung von den Lippen des Blastoporus aus. Trotz dieser in der Arbeit selbst gegebenen Darstellung vom Ursprung des Mesoblasts aus dem Epiblast fasst dann aber STECKER seine Resultate am Schluss dahin zusammen, dass beide primären Schichten an der Bildung des Mesoblasts Antheil hätten, welches durch einen Process endogener Zelltheilung entstehe!

Es sei noch hervorgehoben, dass der Verschluss des Blastoporus nach STECKER an der Dorsalseite des Embryos stattfindet.

oder der Mesoblastfurche bei den Insecten entspricht und zur Bildung des Mesoblasts Bezug hat, ist nicht festgestellt. Kurz nach dem Auftreten der drei Paare von Anhängen hinter den Antennen fügen sich zwei weitere Paare hinzu und gleichzeitig werden die Mund- und Aftereinstülpung gebildet (Fig. 173 *C*). Vor der Mundöffnung entwickelt sich eine unpaarige Oberlippe. Der praeorale Abschnitt der Bauchplatte entwickelt sich zu den zweizipfligen Scheitellappen, deren Epiblast hauptsächlich zur Bildung der oberen Schlundganglien verwendet wird. Die nächste wichtige Veränderung besteht in der Gliederung des Embryonalkörpers (Fig. 174 *A*), deren wesentlichsten Zug die

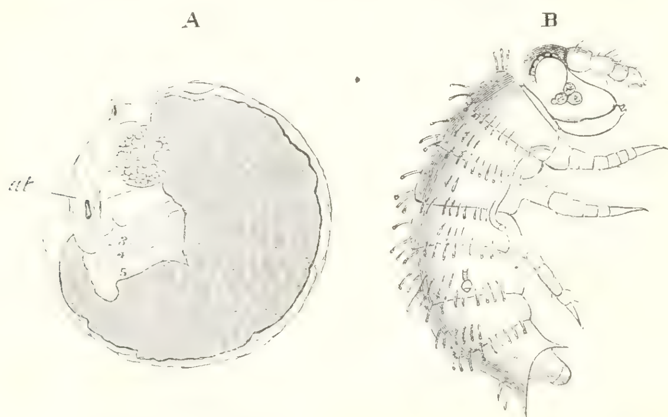


Fig. 174. Zwei Entwicklungsstadien von *Strongylosoma Guerinii*. (Nach METSCHNIKOFF.)
A. Siebzehn Tage alter Embryo, bereits segmentirt.
B. Eben ausgekrochene Larve.

Theilung des Mesoblasts in einzelne Somiten bildet. Die Segmente entstehen der Reihe nach von vorn nach hinten und erstrecken sich bald auch auf den hinter den Anhängen folgenden Abschnitt. Mit dem Auftreten der Gliederung beginnen die Anhänge ihre bleibende Form anzunehmen. Die beiden vordersten Paare der postoralen Anhänge werden zu Kiefern und der Theil des Embryos, welcher sie und die Antennen trägt, grenzt sich als Kopf vom Rumpfe ab. Die drei folgenden Anhangspaare verlängern sich und erhalten eine für die Locomotion geeignete Gestalt. Hinter den drei schon vorhandenen Gliedmaassenpaaren kommen drei neue zum Vorschein, von denen die beiden vorderen einem einzigen primitiven Segment angehören. Während diese Veränderungen vor sich gehen, macht der Embryo eine Häutung durch, wodurch innerhalb der einfachen Eihaut (Chorion, METSCHNIKOFF) eine Cuticularmembran entsteht. An dieser Cuticula entwickelt sich ein zahnförmiger Vorsprung, der dazu bestimmt ist, dem Embryo beim Ausschlüpfen dienlich zu sein (Fig. 174 *A*).

Bei *Polyxenus* findet sich gleichfalls eine Cuticularmembran, aber ohne zahnförmigen Fortsatz. Bei dieser Form lösen sich auch schon frühzeitig amoeboide Zellen vom Blastoderm ab, welche man mit den unten beschriebenen Embryonalhüllen der Insecten verglichen hat.

Julus zeigt zur Zeit des Ausschlüpfens zwei Cuticularmembranen: die innere ist sehr stark entwickelt und umschliesst den Embryo noch nach dem Auskriechen. Nach dem Verlassen des Chorions bleibt der *Julus*embryo durch eine structurlose Membran damit verbunden, welche wahrscheinlich die äussere der beiden Cuticularmembranen ist.

Zu der Zeit, wo der Embryo von *Strongylosoma* auskriecht (Fig. 174 *B*), scheinen neun postcephalische Segmente vorhanden zu sein. Von diesen entbehrt das zweite augenscheinlich (nach METSCHNIKOFF's Abbildung, Fig 174 *B*) eines Anhangspaares, das dritte und vierte sind jedes mit einem einzigen Paar functionirender Gliedmaassen versehen; das fünfte Segment trägt zwei Paare rudimentärer Gliedmaassen, welche von einem gemeinsamen Sack umhüllt, also ohne Praeparation nicht sichtbar und deshalb auf der Abbildung nicht dargestellt sind. Das sechste Segment besitzt nur ein einziges Paar von Anhängen, obgleich sich später noch ein zweites daran entwickelt[1]).

Julus ist, wenn er das Ei verlässt, noch unvollkommen segmentirt, aber mit Antennen, Mandibeln, Maxillen und sieben Gliedmaassenpaaren versehen, von denen die drei ersten viel stärker entwickelt sind als die übrigen. Bald prägt sich nun die Gliederung schärfer aus, der Kopf grenzt sich gegen den Rumpf ab und an jedem der drei vorderen Rumpfsegmente sitzt je ein ansehnliches Gliedmaassenpaar (METSCHNIKOFF[2]). Jedes der folgenden Segmente trägt später zwei Paar Anhänge. Zu der Zeit, wo die innere embryonale Cuticula abgeworfen wird, scheint die Larve sechsfüssig zu sein wie das junge *Strongylosoma*, allein in Wirklichkeit finden sich hinter den drei functionirenden Paaren noch vier Paare rudimentärer Anhänge. Die letzteren kommen erst nach der ersten postembryonalen Häutung oberflächlich zum Vorschein. *Pauropus* (LUBBOCK) ist in einem jugendlichen Stadium sechsfüssig. Mit der nächsten Häutung kommen zwei neue Paare von Anhängen dazu und später mit jeder Häutung je ein Paar.

Beim Auskriechen scheint *Julus* acht postorale Segmente zu besitzen. Nach NEWPORT entstehen neue Segmente im postembryonalen

[1] Obgleich die bei oberflächlicher Betrachtung sechsfüssig erscheinende Larve von *Strongylosoma* und anderen Chilognathen eine auffallende Aehnlichkeit mit manchen Insectenlarven zeigt, so lässt sich doch keine wirkliche Vergleichung zwischen denselben durchführen, selbst nicht auf Grund der Annahme, dass die drei functionirenden Anhänge beider homolog seien, weil eben die Embryologie deutlich beweist, dass der sechsfüssige Insectentypus aus einem Vorfahren mit zahlreichen Gliedmaassen durch Atrophie der letzteren hervorgegangen ist und nicht aus einer sechsfüssigen Larvenform, bevor sich daran die volle Zahl der Anhänge des fertigen Thieres entwickelt hatte.

[2]) NEWPORT gibt jedoch an, dass am ersten, zweiten und vierten postoralen Segment je ein Gliedmaassenpaar sitze, das dritte Segment aber fusslos sei, und dasselbe ist unzweifelhaft auch beim erwachsenen Thiere der Fall.

Leben durch successive Sprossung aus einem zwischen dem vorletzten und drittletzten Segment gelegenen Blastem. Sie treten in Gruppen zu je sechs nach jeder Häutung auf, bis die volle Zahl erreicht ist. Ein wenn auch nicht wirklich, so doch der Function der Gliedmaassen nach sechsfüssiger Zustand scheint also für die Chilognathen allgemein zur Zeit des Auskriechens charakteristisch zu sein.

Die interessanteste anatomische Eigenthümlichkeit der Chilognathen ist die doppelte Zusammensetzung ihrer Segmente: die Füsse (mit Ausnahme der ersten drei oder vier oder mehr), das Circulations-, Respirations- und Nervensystem zeigen diese Besonderheit. NEWPORT's und METSCHNIKOFF's Untersuchungen haben nicht so viel Licht auf die Natur der doppelten Segmente geworfen, als man hoffen durfte, aber so viel ist wohl anzunehmen, dass sie nicht durch Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter, sondern durch spätere unvollständige Theilung jedes der primitiven Segmente in zwei entstehen, wobei aber jede Hälfte ihre volle Ausstattung an Organen erhält.

Chilopoda. Bis jetzt ist nur erst die Entwicklung eines einzigen Typus der Chilopoden, nämlich die von *Geophilus* bearbeitet worden. Die meisten Formen legen ihre Eier ab, *Scolopendra* aber ist vivipar. Die Furchung scheint derjenigen der Chilognathen zu gleichen und am Ende derselben ist ein Blastoderm vorhanden, das eine centrale Masse von Dotterzellen umschliesst. Bald bildet sich eine ventrale Verdickung des Blastoderms. Dieselbe zerfällt in zahlreiche Segmente, welche sich nach einander aus dem hinteren unsegmentirten Theil hervorzubilden fortfahren. Die Antennen treten zuerst unter allen Anhängen auf und haben sich bereits gehörig ausgebildet, wenn achtzehn Segmente sichtbar geworden sind (Fig. 175 *A*). Die postoralen An-

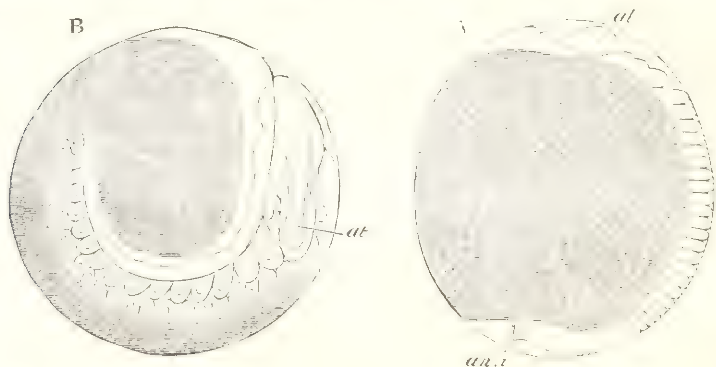


Fig. 175. Zwei Entwicklungsstadien von *Geophilus*. (Nach METSCHNIKOFF.)
A. Seitenansicht des Embryos auf dem Stadium, wo die Segmente sich zu bilden beginnen.
B. Späteres Stadium nach dem Auftreten der Anhänge.
at. Antennen; *an.i*. Proktodaeum.

hänge entstehen nur wenig später und in von vorn nach hinten fortschreitender Reihenfolge. Während der Embryo in die Länge wächst

und immer noch neue Segmente zum Vorschein kommen, krümmt sich der hintere Theil desselben herum, so dass er der Ventralseite des vordern Abschnitts gegenüberliegt, wodurch er ein ähnliches Aussehen bekommt wie manche Crustaceenembryonen (Fig. 175 *B*). Während der Embryo noch im Ei ist, legen sich zwischen vierzig und fünfzig Segmente an. Die Anhänge bleiben lange ungegliedert. Frühe zeichnet sich der vierte postorale Anhang, der zur Giftklaue wird, durch seine bedeutendere Grösse aus und am dritten postoralen entsteht ein vorübergehender Dorn zum Oeffnen der Eihaut.

In Metschnikoff's Abbildungen von *Geophilus* ist nichts davon zu sehen, dass eines der vorderen Segmente ohne Anhang wäre, und es ist sehr wahrscheinlich, dass Newport im Irrthum war, wenn er annahm, dass der Embryo ein der Anhänge entbehrendes Segment hinter dem mit der Giftklaue habe, welches mit dem letzteren verwachse. Ebenso scheint es mir ziemlich zweifelhaft, ob man wirklich das dritte Paar der postoralen Anhänge, d. h. das vor den Giftklauen stehende, als Theil der Basilarplatte auffassen kann. Die Basilarplatte ist eben das Segment der Giftklauen und kann mehr oder weniger leicht mit dem nächst vorderen oder hinteren verschmelzen, und dieses letztere entbehrt manchmal seines Paares von Anhängen (*Lithobius*, *Scutigera*).

Zur Zeit seiner Geburt hat *Geophilus* eine rundliche Gestalt gleich derjenigen der Chilognathen.

Das Junge von *Lithobius* wird mit nur sechs Gliedmaassenpaaren geboren.

Allgemeine Bemerkungen über die Homologien der Anhänge der Myriapoden.

Die Hauptschwierigkeit auf diesem Gebiete bereitet uns die Homologie des dritten Paares der postoralen Anhänge.

Bei den ausgewachsenen Chilognathen findet sich hinter den Mandibeln eine vierlappige Platte, welche gewöhnlich als Repräsentant zweier Paare von Anhängen, nämlich des ersten und zweiten Maxillenpaares der Insecten aufgefasst wird. Metschnikoff's Beobachtungen scheinen jedoch zu beweisen, dass diese Platte nur ein Paar von Anhängen repräsentirt, welches offenbar dem ersten Maxillenpaar der Insecten entspricht. Das dahinter folgende Anhangspaar dient zum Gehen, ist aber nach vorn gerichtet; beim Embryo ist es das vorderste von den drei functionirenden Beinpaaren, mit denen die Larve geboren wird. Ist dieses nun dem zweiten Maxillenpaar oder dem ersten Beinpaar der Insecten homolog? Zu Gunsten der ersteren Ansicht spricht der Umstand, dass 1) bei den Insectenembryonen das zweite Maxillenpaar oft vielmehr den Beinen als den Kinnladen gleicht, woraus man vielleicht schliessen kann, dass sich bei den Chilognathen noch ein ursprünglicheres beinartiges Verhalten des dritten Paares der Anhänge erhalten habe; und 2) dass man das Verschwinden eines Anhangspaares voraussetzen müsste, wenn man die zweite Alternative annehmen wollte, dass es aber, falls die Insecten von mit

den Myriapoden verwandten Formen abstammen, überraschend erscheint, dass bei den ersteren ein Anhangspaar stets vorhanden ist, das bei den letzteren stets fehlen soll. Die Gründe, welche man für die entgegengesetzte Ansicht beibringen kann, scheinen mir nicht viel Gewicht zu haben, so dass wir vorläufig wohl die Homologie der fraglichen Anhangsgebilde mit dem zweiten Maxillenpaar der Insecten als ausgemacht annehmen dürfen.

Das dritte Paar der postoralen Anhänge bei den Chilopoden lässt sich wahrscheinlich gleichfalls als Aequivalent des zweiten Maxillenpaares auffassen, obgleich sie beinförmig und nicht mit dem Kopf verbunden sind. In der nachstehenden Tabelle sind die wahrscheinlichen Homologien der Anhänge zusammengestellt.

Segmente.	CHILOGNATHA (*Strongylosoma* zur Zeit des Auskriechens).	CHILOPODA (*Scolopendra*, ausgewachsen).
Praeoraler Abschnitt.	Antennen.	Antennen.
1stes postorales Segment.	Mandibeln.	Mandibeln.
2tes „ „	1ste Maxille (Vierlappige Platte beim Erwachsenen, aber ein einfaches Paar von Anhängen beim Embryo).	1ste Maxille (Palpus und zweilappiger medianer Fortsatz).
3tes „ „ (wahrscheinlich dem das 2. Maxillenpaar tragenden Segment der Insecten homolog).	1stes Gangbeinpaar.	Beinförmige Anhänge mit sich berührenden Basaltheilen.
4tes postorales Segment.	? Fusslos.	Giftklauen.
5tes „ „	2tes Gangbeinpaar.	1stes Gangbeinpaar.
6tes „ „	3tes „ „	2tes „ „
7tes „ „	4tes u. 5tes Gangbeinpaar (rudimentär).	3tes „ „
8tes „ „	6tes Gangbeinpaar (an demselben Segment entwickelt sich später das 7te Paar).	4tes „ „
9tes „ „	Fusslos.	5tes „ „
10tes „ „	Fusslos (letztes Segment des Embryos).	6tes „ „

Die Keimblätter und die Bildung der Organe.

Die Entwicklung der einzelnen Organe der Myriapoden und die Entstehung ihrer Keimblätter sind noch sehr unvollkommen bekannt; jedoch scheinen sie hinsichtlich dieses Theils ihrer Entwicklung den Insecten ausserordentlich nahe zu stehen, weshalb auch die allgemeinen auf die Keimblätter bezüglichen Fragen ausführlicher in Zusammenhang mit dieser Gruppe besprochen werden sollen.

Der grössere Theil des Blastoderms geht in das Epiblast über, welches die Haut, das Nervensystem, das Tracheensystem, das Stomodaeum und Proktodaeum liefert.

Das Mesoblast entsteht in Verbindung mit der ventralen Verdickung des Blastoderms, aber seine Ausbildung ist nicht näher bekannt. METSCHNIKOFF beschreibt eine Längsfurche, welche bei *Strongylosoma* sehr frühzeitig auftritt und wahrscheinlich der Mesoblastfurche der Insecten entspricht, also mit der Bildung des Mesoblasts zusammenhängt.

Das Mesoblast zerfällt in eine Reihe urwirbelartiger Körper — die Mesoblastsomiten — deren Hohlräume zur Leibeshöhle und deren Wandungen zu den Muskeln und wahrscheinlich zum Herzen werden. Sie verlängern sich (METSCHNIKOFF) in die Beine hinaus, jedoch gliedern sich diese Verlängerungen später von den Hauptmassen ab. Das splanchnische Mesoblast soll nach METSCHNIKOFF unabhängig von den Somiten entstehen; doch bedarf dieser Punkt noch genauerer Aufklärung.

Die Entstehung des Hypoblasts bleibt noch im Unklaren, wahrscheinlich aber geht es, wenigstens zum grössten Theil, aus den Dotterkugeln hervor. Bei den Chilognathen bildet sich das Mesenteron im Innern der Dotterkugeln, so dass dann der Theil des Dotters, welcher nicht zum Aufbau des Darmcanals verwendet wird, frei in die Leibeshöhle zu liegen kommt. In dem Verhältnisse der Dotterkugeln zum Darmcanal stehen die Chilopoden in geradem Gegensatz zu den Chilognathen, indem bei ihnen der grösste Theil des Dotters innerhalb des Mesenterons liegt. Dieses stellt anfänglich einen rings geschlossenen Sack dar, tritt aber später mit dem Stomodaeum und Proktodaeum in Verbindung. Die Malpighi'schen Gefässe entstehen als Auswüchse aus dem blinden Ende des letzteren.

LITERATUR.

397) G. NEWPORT. „On the Organs of Reproduction and the Development of the Myriapoda." *Philosophical Transactions.* 1841.

398) E. METSCHNIKOFF. „Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden (Chilognatha)." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIV. 1874.

399) —— „Embryologisches über Geophilus." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXV. 1875.

400) ANTON STECKER. „Die Anlage der Keimblätter bei den Diplopoden." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIV. 1877.

INSECTA[1]).

Die Entwicklung der Keimblätter der Insecten ist noch nicht für eine grössere Zahl von Formen genau verfolgt worden; einige der vollständigsten Untersuchungen aber, die wir überhaupt davon haben, verdanken wir wie in so manchen anderen Fällen KOWALEVSKY (No. 416). Am eingehendsten ist von ihm die Entwicklung von *Hydrophilus* erforscht worden, die uns deshalb als Typus zur Vergleichung mit anderen dienen soll.

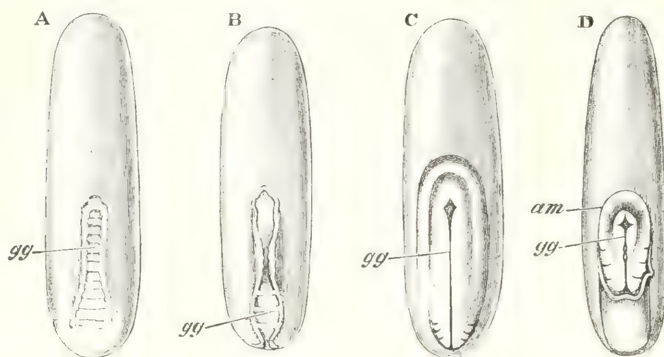


Fig. 176. Vier Embryonen von *Hydrophilus piceus*, von der Bauchseite gesehen. (Nach KOWALEVSKY.)
Das Vorderende ist nach oben gerichtet. *gg.* Keimfurche; *am.* Amnion.

Die Furchung wurde nicht beobachtet, ohne Zweifel aber gehört sie dem centrolecithalen Typus an (siehe S. 105—115). Nach Ablauf derselben ist eine gleichförmige Zellschicht vorhanden, welche eine

[1] Ich schliesse mich hier der folgenden Classification der Insecten an:

I. Aptera.
- 1) Collembola.
- 2) Thysanura.

II. Orthoptera.
- 1) Orthoptera genuina (*Blatta*, *Locusta* etc.).
- 2) Orthoptera pseudoneuroptera (*Termes*, *Ephemera*, *Libellula*).

III. Hemiptera.
- 1) Hemiptera heteroptera (*Cimex*, *Notonecta* etc.).
- 2) Hemiptera homoptera (*Aphis*, *Cicada* etc.).
- 3) Hemiptera parasita (*Pediculus* etc.).

IV. Diptera.
- 1) Diptera genuina (*Musca*, *Tipula* etc.).
- 2) Diptera aphaniptera (*Pulex* etc.).
- 3) Diptera pupipara (*Braula* etc.).

V. Neuroptera.
- 1) Neuroptera planipennia (*Myrmeleon* etc.).
- 2) Neuroptera trichoptera (*Phryganea* etc.).

VI. Coleoptera.

VII. Lepidoptera.

VIII. Hymenoptera.
- 1) Hymenoptera aculeata (*Apis*, *Formica* etc.).
- 2) Hymenoptera entomophaga (*Ichneumon*, *Platygaster* etc.).
- 3) Hymenoptera phytophaga (*Tenthredo*, *Sirex* etc.).

centrale Dottermasse umschliesst. Diese Zellen waren in dem jüngsten untersuchten Stadium flach an der dorsalen, aber säulenförmig an der ventralen Fläche des Eies, wo sie eine Verdickung bildeten, die wir als Bauchplatte bezeichnen wollen. Im hinteren Abschnitt derselben kommen zwei Falten mit einer zwischen ihnen liegenden Furche zum Vorschein; das ganze Gebilde heisst die Keimfurche (Fig. 176 *A*, *gg*). Die den Boden der Furche auskleidenden Zellen sind in viel höherem Grade säulenförmig als die übrigen Theile des Blastoderms (Fig. 177 *A*). Allmählich nähern sich die zu beiden Seiten derselben liegenden Falten einander. Dies findet zuerst ganz hinten und darauf in der Mitte statt, vom letzteren Punkte dehnt sich dann die Annäherung nach hinten und vorn aus (Fig. 176 *B* und *C*). Im mittleren und hinteren Abschnitt der Bauchplatte geht die Furche durch Verwachsung ihrer Seitenfalten in einen Canal über (Fig. 178 *A*, *gg*), dessen Hohlraum bald verschwindet, während zu gleicher Zeit die Zellen der Wandung sich lebhaft theilen, mehr abrunden und eine besondere Schicht — das Mesoblast (*me*) — unterhalb der säulenförmigen Zellen der Oberfläche darstellen. Vorne verläuft der Process etwas anders, führt aber zu derselben Bildung einer Mesoblastschicht (Fig. 177 *B*). Hier wandelt sich der flache Boden der Furche ohne weiteres in das Mesoblast um, ohne dass die Furche selbst zu einem Canal würde. Die beiden Falten stossen einfach oberflächlich an einander und bilden eine continuirliche äusserste Schicht.

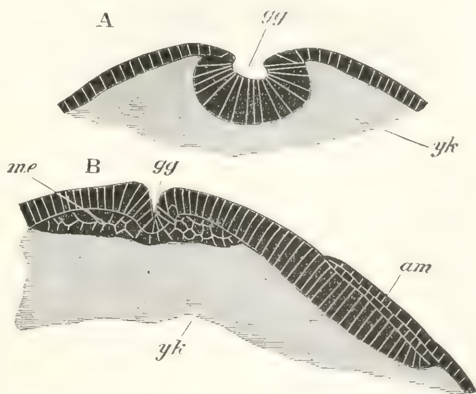


Fig. 177. Zwei Querschnitte durch Embryonen von *Hydrophilus piceus*. (Nach KOWALEVSKY.)

A. Schnitt durch einen Embryo auf dem in Fig. 176 *B* dargestellten Stadium, von der Stelle, wo die beiden Keimfalten sich einander am meisten nähern

B. Schnitt durch einen etwas älteren Embryo als der in Fig. 176 *D* abgebildete, durch den vorderen Körperabschnitt, wo sich das Amnion noch nicht vollständig über dem Embryo geschlossen hat.

gg. Keimfurche; *me*. Mesoblast; *am*. Amnion; *yk*. Dotter.

Während der späteren Stadien des eben beschriebenen Vorgangs sind einige merkwürdige und für die Insecten ausserordentlich charakteristische Gebilde aufgetreten. Es sind dies gewisse Embryonalhäute oder Embryonalhüllen, welche in ihrer Entstehungsweise und Anordnung eine schlagende Aehnlichkeit mit dem wahren und falschen Amnion der Wirbelthiere darbieten. Sie kommen in Gestalt einer am Rande der Keimzone sich erhebenden doppelten Blastodermfalte zum Vorschein, welche sich von hinten nach vorn über die Bauchfläche ausbreitet, ungefähr auf gleiche Weise wie z. B. das

Amnion beim Hühnchen. Die erste Anlage der Falten ist in Fig. 176 *D, am* in der Ansicht von der Fläche, und in Fig. 177 *B, am* auf dem Querschnitt dargestellt. Schliesslich treffen die Falten auf einander, verschmelzen (Fig. 178, *am*) und liefern auf diese Weise zwei die Bauchplatte bedeckende Membranen, eine innere, welche mit dem Rande der Bauchplatte zusammenhängt, und eine äussere, die sich in das übrige Blastoderm fortsetzt. Die für die Wirbelthiere gebräuchliche Nomenclatur lässt sich ganz wohl auch für diese Membranen verwenden. Wir werden daher das innere Blatt der Falte als Amnion und das äussere mit Einschluss des dorsalen Theiles des Blastoderms als seröse Hülle bezeichnen [1]). Eine einfache Vergegenwärtigung der Bildungsweise der Membranen oder eine Besichtigung der ihre Entstehung darstellenden Figuren zeigt ohne weiteres, dass der Dotter frei zwischen das Amnion und die seröse Hülle eindringen kann (Fig. 181). Am hinteren Ende des Embryos findet dies thatsächlich statt, so dass die vom Amnion bedeckte Bauchplatte hier vollständig in den Dotter eingebettet erscheint; sonst stehen die beiden Membranen in unmittelbarer Berührung. Anfänglich (Fig. 176) nimmt die Bauchplatte nur einen kleinen Theil der ventralen Oberfläche des Eies ein, aber während der oben geschilderten Veränderungen dehnt sie sich über die ganze ventrale und sogar vorn und hinten auch etwas über die dorsale Fläche aus. Zu gleicher Zeit (Fig. 179) zerfällt sie durch eine Reihe querer Furchen in einzelne Segmente, welche an Zahl zunehmen und sich schliesslich bis auf siebzehn vermehren, wobei der vorderste Abschnitt, der als seitliche Auswüchse die beiden Scheitellappen hervorbringt *(pc.l)*, nicht mitgerechnet ist. Die bisher beschriebenen Vorgänge vollziehen sich alle innerhalb der ersten Embryonalperiode von KOWALEVSKY, an deren Ende die im Chorion eingeschlossenen Theile die in Fig. 178 *B* dargestellte Anordnung zeigen. Der ganze übrige

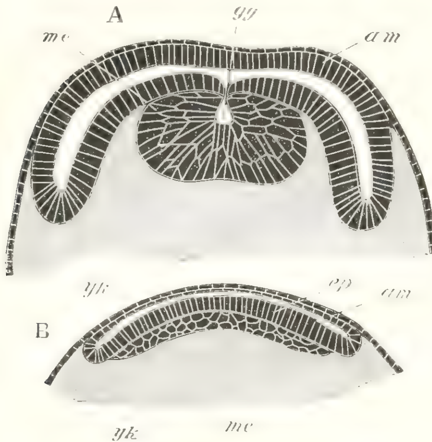


Fig. 178. Querschnitte durch zwei Embryonen von *Hydrophilus piceus*. (Nach KOWALEVSKY.)

A. Querschnitt durch den hinteren Theil des Embryos von Fig. 176 *D*, das vollständig geschlossene Amnion und die Keimfurche zeigend.

B. Querschnitt durch einen etwas älteren Embryo, dessen Mesoblast sich zu einer continuirlichen Platte unter dem Epiblast ausgebreitet hat.

gg. Keimfurche; *am*. Amnion; *yk*. Dotter; *ep*. Epiblast.

[1]) METSCHNIKOFF verwendet dieselben Namen unpassenderweise in gerade entgegengesetztem Sinne.

Körper des Embryos bildet sich nun ausschliesslich von der Bauchplatte und nicht von irgend einem Theile des Amnions oder der serösen Hülle aus.

Die späteren Stadien lassen sich in ihren allgemeinen Zügen mit wenigen Worten schildern.

Die Anhänge treten als sehr kleine Höcker am Ende des vorhergehenden Stadiums auf, ragen aber bald stärker vor (Fig. 180 *A*). Sie werden von Auswüchsen beider Schichten gebildet und erscheinen beinah gleichzeitig. Es sind deren im ganzen acht Paare. Das vorderste Paar oder die Antennen *(at)* entspringen von den Scheitellappen, die folgenden von je einem Körpersegment. Das letzte Paar der embryonalen Anhänge, das sehr früh wieder verschwindet, entsteht hinter dem dritten Paar der späteren Brustgliedmaassen. Paarige Epiblasteinstülpungen, die als Gruben in den hinteren Segmenten auf Fig. 180 *A* zu sehen sind, bilden die Anlage der Tracheen, während das Nervensystem in Gestalt zweier Epiblastverdickungen jederseits der ventralen Medianlinie auftritt. Dieselben spalten sich mit der Zeit von der Haut ab und zwischen beide Hälften schiebt sich eine mediane Hauteinstülpung ein (Fig. 189 *C*). Vorne stehen die beiden Nervenstränge mit den oberen Schlundganglien in Zusammenhang, welche aus dem Epiblast der Scheitellappen hervorgingen. Letztere wachsen allmählich gegen die Dorsalseite des Embryos empor und unmittelbar hinter ihnen entsteht eine orale Einstülpung, vor welcher sich die Oberlippe erhebt (Fig. 180, *ls*). Nur wenig später als das Stomodaeum bildet sich am Hinterende des Körpers ein Proktodaeum. Die Mesoblastzellen theilen sich in zwei Streifen, einen zu jeder Seite der Medianlinie (Fig. 189 *A*), und spalten sich in die splanchnische und die somatische Schicht. Die centrale Dottermasse beginnt ungefähr auf dem in Fig. 179 dargestellten Stadium in einzelne Dotterkugeln zu zerfallen. Das Hypoblast bildet sich zuerst auf der Ventralseite an der Vereinigungsstelle des Mesoblasts mit dem Dotter,



Fig. 179. Embryo von *Hydrophilus piceus*, von der Bauchfläche gesehen. (Nach KOWALEVSKY.) *pc.l.* Scheitellappen.

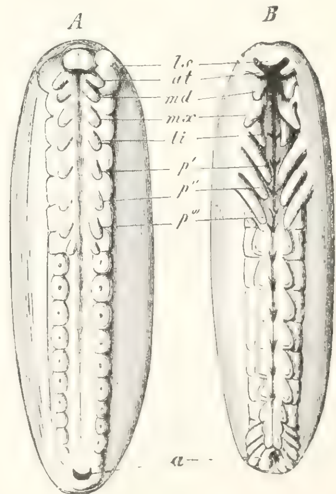


Fig. 180. Zwei Entwicklungsstadien von *Hydrophilus piceus*. (Aus GEGENBAUR, nach KOWALEVSKY.)
ls. Oberlippe; *at.* Antenne; *md.* Mandibel; *mx.* 1. Maxille; *li.* 2. Maxille; *p′*, *p″*, *p‴*. Füsse; *a.* After.

um sich von da allmählich auszubreiten und ein vollständiges sackartiges Mesenteron darzustellen, welches den Dotter umschliesst (Fig. 185, *al*). Das Amnion und die seröse Hülle behalten ihre ursprüngliche Beschaffenheit noch eine Zeit lang, werden dann aber an der Bauchseite immer dünner, wo sie schliesslich einzureissen scheinen. Der grösste Theil derselben verschwindet dann, aber beim Verschluss der dorsalen Körperwand spielt die seröse Hülle eine eigenthümliche Rolle, die noch nicht ganz aufgeklärt ist. Der Vorgang wird unten S. 384 beschrieben werden. Das Herz entsteht aus den Mesoblastschichten, wo sie in der dorsalen Medianlinie zusammenstossen (Fig. 185 *C*, *ht*). Aus dem somatischen Mesoblast gehen die Muskeln und das Bindegewebe, aus dem splanchnischen Mesoblast die Muskelschicht der Darmwandung hervor, welche das Hypoblast bei seiner Umwachsung des Dotters begleitet. Das Proktodaeum wird zum Rectum nebst den Malpighi'schen Gefässen[1]), das Stomodaeum zum Oesophagus und Vormagen. Die beiden aus dem Epiblast hervorgegangenen Abschnitte des Darmcanals treten erst später mit dem Mesenteron in Verbindung.

Die Entwicklung von *Hydrophilus* mag wohl als Typus für diejenige der Insecten im allgemeinen gelten, aber wir müssen doch noch etwas eingehender die vergleichende Geschichte der einzelnen Theile verfolgen, welche für diesen Typus nur kurz beschrieben worden sind.

Die Embryonalhäute und die Bildung der Keimblätter.

Alle Insecten besitzen am Ende der Furchung ein aus einer einzigen Zellschicht bestehendes Blastoderm, das eine centrale Dottermasse einschliesst, welche gewöhnlich Kerne enthält und bei den Poduriden während des regelmässigen Verlaufes der Furchung in gesonderte Dotterzellen zerfällt. Das erste deutlich hervortretende Gebilde ist nun eine Verdickung des Blastoderms, welche eine Bauchplatte darstellt.

Die Bauchplatte nimmt in den verschiedenen Abtheilungen eine sehr abweichende Lage in Bezug zum Dotter ein. Bei den meisten Dipteren, Hymenopteren und (?) Neuropteren *(Phryganea)* bildet sie von Anfang an eine fast über die ganze ventrale Eioberfläche sich ausdehnende Verdickung und in vielen Fällen beschränkt sie sich bei ihrem späteren Wachsthum nicht auf diese, sondern greift auch auf einen ansehnlichen Theil der scheinbaren Rückenfläche über *(Chironomus, Simulia, Gryllotalpa* etc.). Bei den Käfern beginnt sie, so viel bekannt ist, als wenig umfängliche Verdickung des centralen *(Donacia)* oder hintern Theiles *(Hydrophilus)* der Ventralfläche und dehnt sich allmählich nach beiden Richtungen aus, wobei sie hinten auch auf die Rückenfläche übergeht.

Embryonalhaute. Bei der Mehrzahl der Insecten entwickeln sich Embryonalhäute gleich denen von *Hydrophilus*.

[1]) Dies ist für *Hydrophilus* nicht nachgewiesen.

Die typische Bildungsweise dieser Häute ist in Fig. 181 *A* und *B* schematisch dargestellt. Am Rande der Bauchplatte erhebt sich eine Blastodermfalte, welche gleich der Amnionfalte der höheren Wirbelthiere aus zwei Blättern besteht, einem äusseren, der serösen Membran *(se)*, und einem inneren, dem wahren Amnion *(am)*. Beide Blätter breiten sich so aus, dass sie schliesslich die Bauchplatte ganz bedecken, endlich zusammenstossen und mit einander verschmelzen, so dass nun eine doppelte Haut über der Bauchplatte liegt. Zu gleicher Zeit (Fig. 181 *B*) wird die Stelle, von welcher die Falte entsprang, durch dorsale Ausbreitung der Ränder der Bauchplatte, welche das Integument des Rückens liefern *(d.i)*, dorsalwärts verdrängt. Dieser Vorgang dauert so lange fort, bis die ganze Rückenfläche mit Integument bedeckt ist. Dann löst sich das Amnion vom dorsalen Integument ab und der Embryo liegt von zwei Membranen umhüllt frei da — einer inneren, dem Amnion, und einer äusseren, der serösen Haut. In Fig. 181 *B* ist der Embryo auf der Stufe dargestellt, welche dem Verschluss des Rückens unmittelbar vorausgeht.

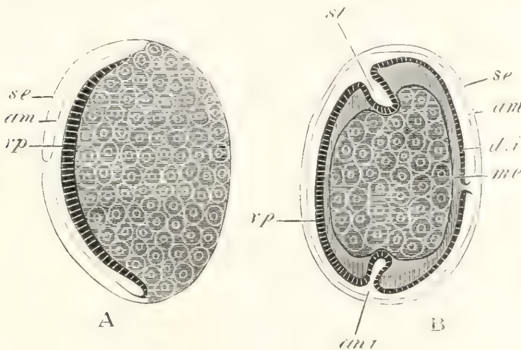


Fig. 181. Schematisch dargestellte Längsschnitte eines Insectenembryos in zwei Stadien, um die Entwicklung der Embryonalhüllen zu zeigen.

In *A* sind die Amnionfalten noch nicht ganz zusammengetroffen, um die Bauchplatte zu bedecken. Der Dotter ist in Dotterzellen zerfallen. In *B* haben sich die Seiten der Bauchplatte so weit ausgedehnt, dass das dorsale Integument fast vollständig geworden ist. Das Mesenteron ist als geschlossener, mit Dotterzellen erfüllter Sack dargestellt. *am.* Amnion; *se.* seröse Hülle; *r.p.* Bauchplatte; *d.i.* dorsales Integument; *me.* Mesenteron; *st.* Stomodaeum; *an.i.* Proktodaeum.

Während sich diese Veränderungen vollziehen, sind sowohl das Amnion als die seröse Haut bereits sehr dünn und lassen sich nicht leicht von einander trennen. Das Amnion scheint in der Regel schon vor dem Auskriechen resorbirt zu werden, jedenfalls aber werden bei letzterem Vorgang beide Membranen, wenn sie überhaupt noch vorhanden sind, entweder resorbirt oder dann zerrissen und abgeworfen.

Der geschilderte Entwicklungsgang der Embryonalhäute ist besonders durch die Untersuchungen von Kowalevsky (No. 416) und Graber (No. 412) für verschiedene Hymenopteren *(Apis)*, Dipteren *(Chironomus)*, Lepidopteren und Coleopteren *(Melolontha, Lina)* festgestellt worden.

Ausserdem sind aber auch bedeutende Abweichungen in der Entwicklung dieser Häute bekannt.

Wenn die Falte, aus welcher die Häute hervorgehen, eben in der Ausbildung begriffen ist, so besteht, wie Fig. 181 *A* zeigt, ein vollständig freier Durchgang, durch welchen der Dotter zwischen Amnion und seröse Haut eintreten kann. Ein solcher Eintritt des Dotters zwischen die beiden Membranen findet nun bei *Hydrophilus* und *Donacia* nur hinten statt; bei den Lepidopteren dagegen dringt der Dotter überall ein, so dass bei diesen Formen zunächst die Bauchplatte in den Dotter eingebettet wird und endlich, nach dem Verschluss des Rückenintegumentes, der Embryo in eine vollständige Hülle von Dotter eingeschlossen erscheint, welche zwischen dem Amnion und der serösen Haut steckt. Während der Bildung des Rückenintegumentes communicirt der äussere Dottersack durch einen dorsal gelegenen Nabelgang mit der Dotterhöhle im Innern des Körpers. Nach der Ablösung des Amnions nährt sich der Embryo auf Kosten des im äusseren Dottersack enthaltenen Dotters.

Bei den Hemipteren und den Libelluliden wird die Bauchplatte gleichfalls in den Dotter eingebettet, allein auf etwas andere Weise als bei den Lepidopteren, indem eher das Verhalten von *Hydrophilus* in stark vergrössertem Maassstab wiederholt wird.

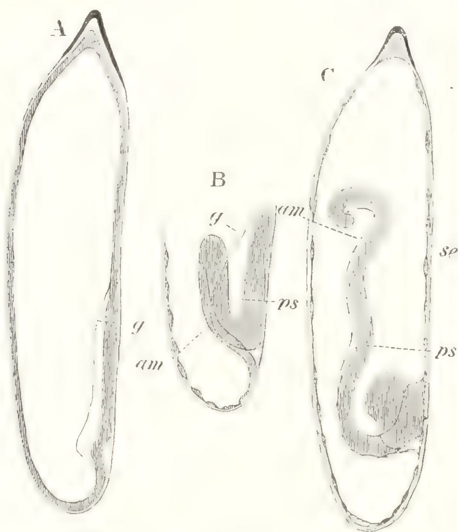


Fig. 182. Drei Entwicklungsstadien des Embryos von *Calopteryx*. (Nach Brandt.)
Der Embryo ist innerhalb der Eischale dargestellt.
A. Embryo mit Bauchplatte.
B. Anfang der Einstülpung der Bauchplatte.
C. Nach Beendigung derselben.
ps. Bauchplatte; *g*. Rand der Bauchplatte; *am*. Amnion; *se*. seröse Hülle.

Bei den Libelluliden *(Calopteryx)* bildet sich vor allem (Brandt, No. 403) eine kleine, ventral und hinten liegende Verdickung des Blastoderms (Fig. 182 *A*), deren hinterer Abschnitt sich dann in Form einer Leiste gegen den Dotter einfaltet (Fig. 182 *B*), welche aus zwei Lamellen besteht, einer vorderen und einer hinteren, die an der Spitze der Einstülpung in einander übergehen. Das ganze Gebilde, das vollständig vom Dotter umgeben wird, nimmt sehr rasch an Länge zu und wendet sich gegen das Vorderende des Eies (Fig. 182 *C*). Seine vordere Lamelle bleibt dick und wird zur Bauchplatte *(ps)*; die hintere dagegen *(am)* wird sehr dünn und stellt eine dem Amnion der gewöhnlichen Typen entsprechende Bedeckung dar. Der den Dotter umgebende Rest

des Blastoderms *(se)* bildet das Homologon der serösen Hülle anderer Formen. Die ventrale Fläche der Bauchplatte ist der Dorsalseite des Eies (wenn wir dieselbe Nomenclatur beibehalten wie in den gewöhnlichen Fällen) zugekehrt und das Kopfende derselben liegt an der Ursprungsstelle der Einfaltung.

Die ferneren Veränderungen sind jedoch etwas eigenthümlicher Art. Das Amnion hängt anfänglich (Fig. 182 *C*) nur an seinem Hinterende mit der serösen Hülle zusammen, so dass diese keinen continuirlichen Sack darstellt, sondern dicht neben dem Kopf des Embryos eine Oeffnung zeigt. Bei den Hemiptera parasita (Melnikow, No. 422) bleibt diese Oeffnung dauernd bestehen und der Embryo wird, nachdem er eine gewisse Entwicklungsstufe erreicht hat, durch dieselbe hervorgestülpt, während der Dotter, von der durch Amnion und seröse Hülle gebildeten zusammenhängenden Haut umschlossen, einen Dottersack an der Dorsalseite desselben darstellt. Bei den Libelluliden und den meisten Hemipteren jedoch findet eine Vereinigung der beiden Schenkel der serösen Hülle auf gewöhnliche Weise statt, so dass dieselbe zu einem vollständig geschlossenen Sack wird (Fig. 183 *A*). Nach Entstehung der Gliedmaassen erfolgt längs einer kleinen Strecke gleich neben dem Kopfe des Embryos eine Verschmelzung des Amnions mit der serösen Hülle. Die Mitte dieser Stelle reisst später ein und der Kopf und darauf auch der Körper des Embryos wird allmählich durch die Oeffnung hervorgedrängt (Fig. 183 *B* und *C*). Bei diesem Vorgang wird der Embryo vollständig umgedreht und in eine Lage in der Eischale gebracht, welche mit derjenigen der Embryonen anderer Insectenordnungen übereinstimmt (Fig. 183 *C*).



Fig. 183. Drei Entwicklungsstadien von *Calopteryx*. (Nach Brandt.)
Der Embryo liegt in der Eischale; *B* und *C* zeigen die Umstülpung desselben.
se. seröse Hülle; *am.* Amnion; *ab.* Abdomen; *v.* Vorderende des Kopfes; *at.* Antennen; *md.* Mandibel; mx^1, mx^2, erste und zweite Maxille; p^1—p^3, die drei Beinpaare; *oe.* Oesophagus.

Da aber die Zerreissung der Embryonalhüllen gerade an der Stelle stattgefunden hat, wo sie zu einer einzigen Haut verschmolzen waren, so kann der Dotter dabei nicht frei hervortreten, sondern er bleibt in eine Art Dottersack an der Rückenfläche des Embryos eingeschlossen, der aus den Resten des Amnions und der serösen Hülle gebildet wird. Die Wandungen des Dottersackes tragen dann entweder selbst zur Bildung der

dorsalen Leibeswand bei oder, was wahrscheinlicher ist, sie werden beim Emporwachsen der Rückenhaut vom Rande der Bauchplatte aus ganz in den Körper eingeschlossen.

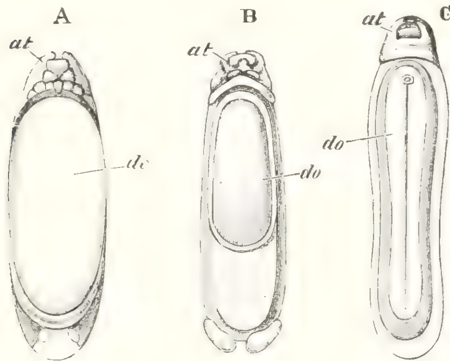


Fig. 184. Drei Larvenstadien von *Hydrophilus*, von oben gesehen, den allmählichen Verschluss der Dorsalregion mit der Bildung des eigenthümlichen Rückenorgans *do* darstellend. (Nach Kowalevsky.)
do. Rückenorgan; *at*. Antennen.

Bei *Hydrophilus* und augenscheinlich auch bei den Phryganiden kommen merkwürdige Eigenthümlichkeiten im Verschluss der Rückenfläche vor. Die eingehendsten Beobachtungen hierüber stammen von Kowalevsky (No. 416); Dohrn hat jedoch, und wahrscheinlich mit Recht, seine Erklärung derselben in Zweifel gezogen. Nach Dohrn verdickt sich der Theil der serösen Hülle, welcher die Dorsalseite bedeckt, und wird zu einer eigenthümlichen Rückenplatte, die in Fig. 184 *A*, *do* von oben und in Fig. 185 *A*, *do* im Querschnitt dargestellt ist. Die ventralen Theile des Amnions und der serösen Hülle sind entweder zerrissen oder sonst verschwunden. Während sich jene Rückenplatte ausbildet, wachsen das Mesoblast und etwas später auch die seitlichen Theile des Epiblasts der Bauchplatte allmählich gegen die Dorsalfläche empor und umschliessen die Rückenplatte, deren Wände sich hiebei einzufalten scheinen, so dass sie zuerst eine Furche und schliesslich ein Rohr bilden. Die verschiedenen Stadien dieses Vorganges sind in Fig. 184 *B* und *C* von der Fläche und in Fig. 185 *B*, *do* im Querschnitt dargestellt. Das Rohr wird im dorsalen Theil des Dotters begraben, mündet aber noch einige Zeit durch eine runde Oeffnung am Vorderende aus (Fig. 184 *C*). Das ganze Gebilde wird als Dorsalcanal bezeichnet. Es scheint später zu verschwinden, ohne eine Spur zu hinterlassen. Wenn das Herz sich entwickelt, so liegt es unmittelbar über demselben [1]).

Bei den Poduriden scheinen die Embryonalhäute jedenfalls unvollständig zu sein. In seiner Abhandlung über *Geophilus* führt Metschnikoff an, dass auch bei einigen Ameisen keine eigentlichen Embryonalhäute, sondern nur zerstreute Zellen zu finden seien, welche deren Stelle einnehmen. Bei den Ichneumoniden ist die Existenz zweier Embryonalhüllen sehr zweifelhaft.

[1]) Nach Kowalevsky hat die Rückenplatte ein etwas anderes Schicksal. Er glaubt, die Bauchplatte vereinige sich nach Resorption des Amnions mit der serösen Hülle und aus der letzteren gehe unmittelbar das Integument des Rückens hervor, während der verdickte Abschnitt derselben sich einstülpe, um das eben beschriebene Dorsalrohr zu bilden.

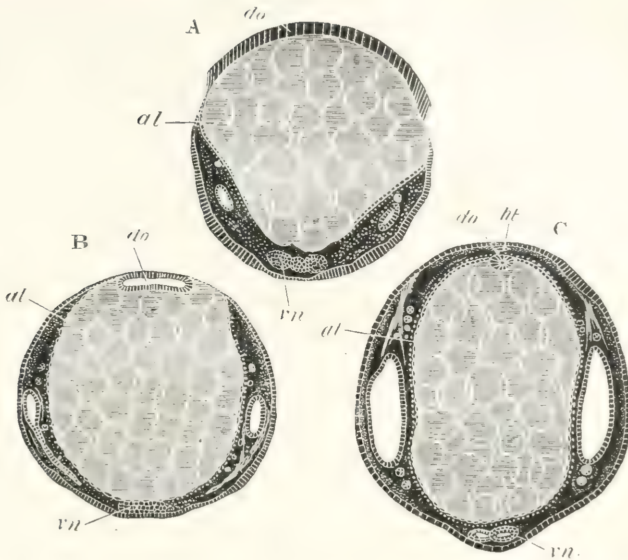


Fig. 185. Drei Querschnitte durch vorgeschrittene Embryonen von *Hydrophilus*.
A. Querschnitt durch den hintern Theil des Korpers eines Embryos von gleichem Alter wie der in Fig. 184 *A*.
B. Querschnitt durch einen Embryo von gleichem Alter wie der in Fig. 184 *C*.
C. Querschnitt durch einen noch etwas älteren Embryo.
do. Rückenplatte; *vn.* Bauchnervenstrang; *al.* Mesenteron; *ht.* Herz.
Die grossen Lücken auf den Seiten sind Theile der Leibeshöhle.

Bildung der Keimblätter. Die Bildung der Keimblätter ist von KOWALEVSKY (No. 416), HATSCHEK (No. 414), GRABER (No. 412) u. A. an Querschnitten studirt worden. Aus ihren Untersuchungen scheint hervorzugehen, dass die Entstehung des Mesoblasts stets auf ganz ähnliche Weise stattfindet wie bei *Hydrophilus*. Das Wesentlichste an diesem Vorgang (Fig. 177 und 178) scheint zu sein, dass sich längs der Medianlinie der Bauchplatte eine Furche bildet und dass nun entweder 1) die Seitenränder dieser Furche einfach oben zusammenschliessen wie bei der Medullarrinne der Wirbelthiere und so die Furche in eine Röhre umwandeln, die bald solid wird und eine nach innen vom Epiblast liegende Zellmasse oder Zellplatte darstellt, oder dass 2) die Zellen jederseits der Furche über dieser zusammenwachsen und sich in der Medianlinie vereinigen, wodurch eine Zellschicht ausserhalb der Zellen entsteht, welche die Furche auskleideten. Der erstere Vorgang kommt am häufigsten vor und bei den Musciden ist der Durchmesser der Furche sehr bedeutend (GRABER, No. 411). In beiden Fällen bleibt jedoch der Vorgang im Grunde derselbe und führt dazu, dass die Bauchplatte in zwei Schichten getheilt wird [1]). Die äussere Schicht oder das Epiblast erscheint als

[1]) TICHOMIROFF (No. 420) bestreitet das Vorkommen einer wirklichen Einstülpung, um das Mesoblast zu bilden, und behauptet überdies, eine Sonderung

gleichförmige Hülle, welche den Haupttheil der Bauchplatte bildet (Fig. 178 *B*, *ep*) und an ihrem Rande in das Amnion übergeht. Die innere Schicht oder das Mesoblast stellt eine selbständige Zellplatte nach innen vom Epiblast dar (Fig. 178 *B*, *me*), die sich jedoch bald in zwei laterale Streifen theilt.

Der Ursprung des Hypoblasts ist noch streitig. Der Leser wird sich erinnern (siehe p. 110 und 111), dass nach der Furchung eine Anzahl von Kernen im Dotter verbleibt, dass dann später eine secundäre Furchung des Dotters rings um diese Kerne herum Platz greift und eine Dotterzellenmasse entsteht, welche das Innere des Embryos erfüllt. Diese Zellen sind in Fig. 181 und 189 schematisch dargestellt und es ist wahrscheinlich, dass sie das eigentliche Hypoblast bilden. Ihr ferneres Schicksal ist weiter unten geschildert.

Die Bildung der Organe und ihr Verhältniss zu den Keimblättern.

Segmente und Gliedmaassen. Eine der frühesten Erscheinungen in der Entwicklung ist das Auftreten von transversalen Linien, welche die Gliederung andeuten (Fig. 186). Diese Linien sind offenbar nur der Ausdruck von seichten oberflächlichen Furchen und in vielen Fällen auch von einer Theilung der Mesoblaststreifen in einzelne Somiten. Die vorderste Linie grenzt ein praeorales Segment ab, welches bald zwei seitliche Flügel entsendet – die Scheitellappen. Die übrigen Segmente sind anfangs nahezu gleich. Ihre Zahl scheint aber nicht sehr constant zu sein. So viel bekannt ist, gehen sie nie über sechzehn hinaus und diese Zahl ist wahrscheinlich als typisch zu betrachten (Fig. 186 und 187).



Fig. 186. Embryo von *Hydrophilus piceus*, von der Bauchseite gesehen. (Nach KOWALEVSKY.) *pc.l.* Scheitellappen.

Bei den Dipteren scheinen gewöhnlich 15 vorhanden zu sein, obgleich es auch blos 14 sein können. Bei den Lepidopteren und bei *Apis* sind augenscheinlich deren 16 vorhanden. Diese und andere Abweichungen beeinflussen übrigens immer nur die Zahl der Segmente, welche das Abdomen des fertigen Thieres bilden.

Die Gliedmaassen entstehen in Form von paarigen taschenförmigen Auswüchsen des Epi- und Mesoblasts, ihre Anzahl und die Reihenfolge ihres Auftretens ist aber erheblichen Schwankungen unterworfen, deren Bedeutung noch nicht klar ist. In der Regel kommen sie erst nach der Segmentirung der Theile des Körpers zum Vorschein, denen sie angehören. Stets findet sich ein Gliedmaassenpaar, das von den seitlichen Lappen der Scheitelregion oder von der Grenz-

der Mesoblastzellen vom Epiblast könne auch noch an anderen Stellen als nur an der ventralen Medianlinie stattfinden.

linie zwischen diesen und dem medianen ventralen Abschnitt dieser Region entspringt. Dies sind die Antennen. Sie haben im Embryo eine unverkennbar ventrale Lage verglichen mit derjenigen, die sie im fertigen Zustand einnehmen.

Am ventralen Medianabschnitt der Scheitelregion tritt die Oberlippe auf (Fig. 187, *ls*). Sie bildet sich durch Verwachsung eines Paares von Vorragungen, die eigentlichen Gliedmaassen sehr ähnlich sind, jedoch wahrscheinlich nicht den Werth von solchen besitzen [1]).

Den Antennen selbst wird man kaum denselben morphologischen Werth beilegen dürfen wie den übrigen Anhangsgebilden. Sie sind viel eher mit den paarigen Fortsätzen des praeoralen Lappens der Chaetopoden zu vergleichen.

Aus den ersten drei postoralen Segmenten wachsen die Mandibeln und zwei Paar Maxillen und aus den drei folgenden die drei Paare von Brustgliedmaassen hervor. Bei manchen Insecten (z. B. *Hydrophilus)* wird noch eine gewisse Zahl Gliedmaassen von gleicher Art wie die vorderen an den Abdominalsegmenten sichtbar, eine Thatsache, welche beweist, dass die Insecten von Vorfahren mit mehr als drei Paar Gangbeinen abstammen.

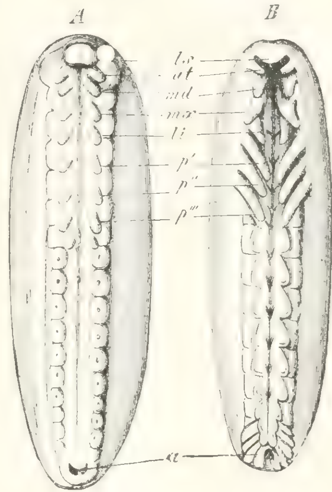


Fig. 187. Zwei Entwicklungsstadien von *Hydrophilus piceus*. (Aus GEGENBAUR, nach KOWALEVSKY.)
ls. Oberlippe; *at*. Antenne; *md*. Mandibel; *mx*. 1. Maxille; *li*. 2. Maxille; *p' p'' p'''*. Füsse; *a*. After.

Bei *Apis* sind nach BÜTSCHLI (No. 405) sämmtliche Abdominalsegmente mit Gliedmaassen ausgestattet, welche stets in sehr rudimentärem Zustand verbleiben. Um die Zeit des Auskriechens ist jede Spur derselben ebenso wie der Brustgliedmaassen verloren gegangen. Bei den phytophagen Hymenopteren ist die Larve mit 9—11 Beinpaaren ausgerüstet.

Der Embryo der Lepidopteren scheint nach KOWALEVSKY's Figuren Rudimente von zehn Paaren postthorakaler Gliedmaassen zu besitzen. Die Raupe dieser Gruppe zeigt höchstens fünf Paare solcher rudimentärer

[1]) Wenn diese Gebilde den Gliedmaassen gleichwerthig sind, so könnten sie wohl einem der Antennenpaare der Crustaceen entsprechen. Aus einer Abbildung, die FRITZ MÜLLER von der Larve von *Calotermes* gibt (*Jenaische Zeitschr.* Vol. XI, Taf. XI, Fig. 12), scheint hervorzugehen, dass sie vor den wahren Antennen liegen, sie dürften also nach der obigen Hypothese dem ersten Antennenpaar der Crustaceen entsprechen. BÜTSCHLI (No. 405) beschreibt bei der Biene ein Paar Vorragungen unmittelbar vor den Mandibeln, welche sich schliesslich zur Bildung einer Art Lippe vereinigen; auch diese gleichen in gewisser Hinsicht wahren Gliedmaassen.

Füsse, nämlich je ein Paar am 3., 4., 5. und 6. und am letzten Abdominalsegment. Die Embryonen von *Hydrophilus* (Fig. 187). *Mantis* etc. sind gleichfalls mit überzähligen Anhängen ausgestattet. Bei verschiedenen Thysanuren finden sich kleine Vorragungen an mehreren der Abdominalsegmente (Fig. 192), welche wahrscheinlich als rudimentäre Füsse betrachtet werden dürfen.

Ob alle oder wenigstens einige der Anhänge verschiedener Art, die an den hintersten Segmenten vorkommen, zu derselben Kategorie gehören wie die Beine, ist zweifelhaft. Ihr gewöhnlicher Mangel beim Embryo oder mindestens ihr spätes Auftreten scheint mir gegen diese Anschauung zu sprechen, Bütschli aber ist der Meinung, dass bei der Biene die Theile des Stachels genetisch mit den Anhangsgebilden des vorletzten und drittletzten Abdominalsegments zusammenhängen, eine Ansicht, die in gewissem Grade durch neuere Beobachtungen (Kraepelin etc.) gestützt wird; und wenn sie für die Biene zutrifft, so muss sie auch für andere Fälle als zulässig gelten.

Was die Reihenfolge des Auftretens der Gliedmaassen betrifft, so sind die Beobachtungen hierüber noch zu spärlich, um irgend eine bestimmte Anschauung zu gestatten. In vielen Fällen kommen sämmtliche Gliedmaassen nahezu gleichzeitig zum Vorschein, z. B. bei *Hydrophilus*; ob dies aber für alle Coleopteren gilt, ist keineswegs sicher. Auch bei *Apis* sollen die Anhänge nach Bütschli gleichzeitig auftreten, aber nach Kowalevsky erscheinen zuerst die beiden Mundgliedmaassen, dann die Antennen und erst nachher die Brustgliedmaassen. Bei den Dipteren treten gleichfalls die Mundanhänge zuerst auf und entweder zu gleicher Zeit oder wenig später die Antennen. Die Hemipteren und Libelluliden entwickeln zuerst die Brustgliedmaassen und dann kommt das zweite Maxillenpaar vor allen übrigen Kopfanhängen zum Vorschein.

Die Geschichte der Veränderungen, welche die Embryonalanhänge bis zum fertigen Zustande durchlaufen, liegt nicht im Bereiche dieses Buches: es sei daher nur noch bemerkt, dass das zweite Maxillenpaar beim Embryo relativ sehr gross ist und nicht selten (*Libellula* etc.) mehr Aehnlichkeit mit den Gangbeinen als mit den Mundtheilen zeigt.

Die eigentliche Natur der Flügel und ihr Verhältniss zu den übrigen Anhängen ist noch sehr wenig aufgeklärt. Sie erscheinen als blattförmige dorsale Anhänge des 2. und 3. Brustsegments und sind in mancher Hinsicht den Tracheenkiemen der Larven der Ephemeriden und Phryganiden (Fig. 188 *A*) ähnlich, aus deren Modification sie nach Gegenbaur's und Lubbock's Ansicht hervorgegangen sein sollen. Der unzweifelhaft secundäre Charakter des geschlossenen Tracheensystems der Larven mit Tracheenkiemen spricht jedoch gegen diese Auffassung. Ueberdies fand Fritz Müller, dass die Larven von *Calotermes rugosus* (einer Termitenart) auf den beiden vorderen Brustsegmenten eigenthümliche und ganz ähnliche Dorsalanhänge tragen, die aber der Tracheen entbehren. Das vordere Paar atrophirt, während das hintere Tracheen bekommt und zum ersten Flügelpaar wird. Das zweite geht aus kleinen Fortsätzen am dritten Thorakalsegment gleich denen der beiden andern hervor. Fritz Müller schliesst aus diesen Thatsachen, dass sich die Flügel der Insecten

aus dorsalen Fortsätzen des Körpers entwickelt hätten, welche den ventralen Anhängen nicht gleichwerthig seien. Welches aber die ursprüngliche Function dieser Gebilde war, ist nicht klar. Fritz Müller vermuthet, dass sie beim Uebergang vom Wasser- zum Luftleben als Athmungsorgane verwendet worden seien, als die Vorfahren der Termiten sich noch in feuchten Schlupfwinkeln aufhielten — eine Function, für welche in der That solche mit Bluträumen versehene Fortsätze wohl geeignet wären. Die unbezweifelbare Verwandtschaft der Insecten mit den Myriapoden, verbunden mit Moseley's Entdeckung eines Tracheensystems bei *Peripatus* macht jedoch die Ansicht, dass die Insecten fast unmittelbar aus im Wasser lebenden, der Tracheen entbehrenden Vorfahren hervorgegangen sein könnten, nahezu unmöglich. Allein wenn auch diese Vermuthung von Fritz Müller nicht annehmbar erscheint, so ist es doch immerhin möglich, dass die von ihm entdeckten Fortsätze die ersten Rudimente von Flügeln sind, die vielleicht von einem wasserbewohnenden Insectenvorfahren, welcher das Flugvermögen noch nicht erlangt hatte, ursprünglich als Bewegungsorgane verwendet wurden.

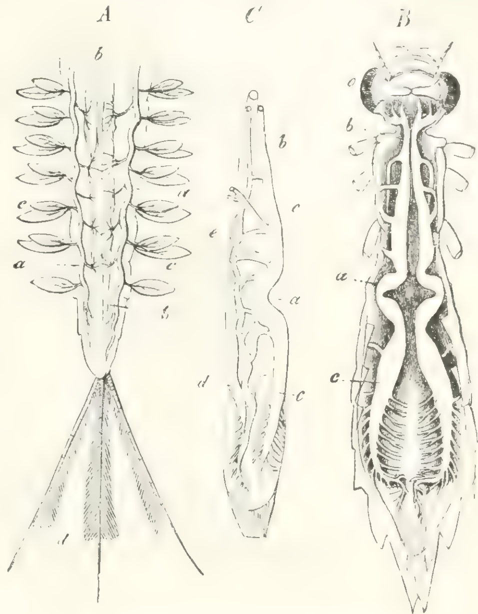


Fig. 188. Figuren zur Erläuterung der Wasserathmung bei den Insecten. (Nach Gegenbaur.)

A. Hinterer Körperabschnitt von *Ephemera vulgata*. *a*. Längsstämme der Tracheen; *b*. Darmcanal; *c*. Tracheenkiemen.

B. Larve von *Aeschna grandis*. *a*. Obere Längstracheenstämme; *b*. ihr vorderes Ende; *c*. der auf dem Proktodaeum sich verzweigende Abschnitt; *o*. Augen.

C. Darmcanal derselben Larve von der Seite gesehen. *a*. *b*. und *c*. wie in *B*; *d*. unterer Tracheenstamm; *e*. Queräste zwischen den oberen und unteren Längsstämmen.

Das Nervensystem geht ausschliesslich aus dem Epiblast hervor; wir werden aber die Entwicklung des praeoralen und des postoralen Abschnitts desselben besser gesondert betrachten.

Der postorale Abschnitt oder der Bauchstrang des Erwachsenen entsteht aus zwei longitudinalen Epiblastverdickungen beiderseits der Medianlinie (Fig. 189 *B*, *vn*), die sich später von der oberflächlichen Haut ablösen und in die beiden lateralen Stränge der Bauchganglienkette übergehen. In einer späteren Periode erfahren sie eine Differenzirung in Ganglien und dieselben verbindende Stränge.

Zwischen diesen beiden embryonalen Nervensträngen befindet sich anfangs eine seichte Furche, welche bald zu einer tiefen Rinne wird (Fig. 189 *C*). Auf diesem Stadium findet die Differenzirung der lateralen

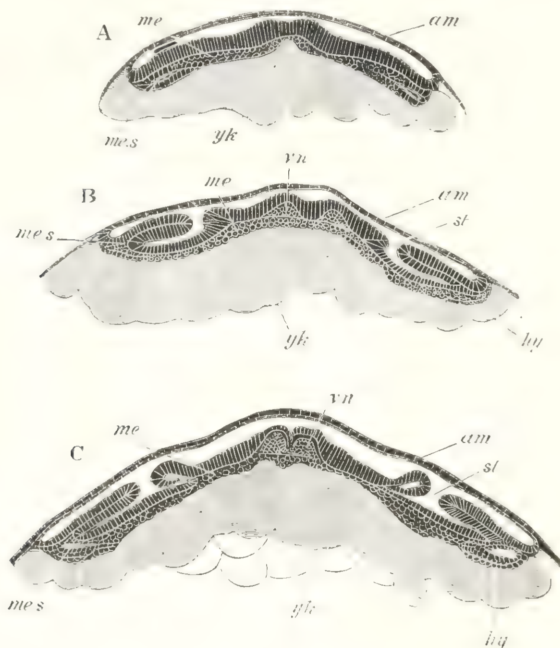


Fig. 189. Drei Querschnitte durch den Embryo von *Hydrophilus*. (Nach Kowalevsky.)

A. Querschnitt durch die in Fig. 187 *A* dargestellte Larve.
B. Querschnitt durch einen etwas älteren Embryo in der Gegend eines Stigmas.
C. Querschnitt durch die in Fig. 187 *B* dargestellte Larve.
vn. Bauchnervenstrang; *am*. Amnion und seröse Hülle; *me*. Mesoblast; *me.s*. somatisches Mesoblast; *hy*. Hypoblast (?); *yk*. Dotterzellen (eigentliches Hypoblast); *st*. Stigma einer Trachee.

Theile in Ganglien und Commissuren statt, während sich nach Hatschek (No. 414) die mediane Rinne in der Gegend der Ganglien in einen Canal umwandelt, dessen Wandungen bald mit den ganglionären Verdickungen der lateralen Stränge verschmelzen und dieselben über die Medianlinie hinweg mit einander verbinden. In den zwischen den Ganglien liegenden Strecken dagegen fällt die mediane Rinne der Verkümmerung anheim, indem sie erst zu einem zwischen den lateralen Strängen des Nervensystems verlaufenden soliden Faden wird und schliesslich verschwindet, ohne dass irgend ein Theil des Nervensystems daraus hervorginge. Wahrscheinlich befindet sich Hatschek bezüglich des Eintritts eines medianen Elements in das Nervensystem durchaus im Irrthum und die von ihm beschriebenen Gebilde beruhen blos auf Schrumpfung. Bei den Spinnen lässt sich die Abwesenheit eines solchen medianen Elements mit grösster Sicherheit constatiren und auch bei *Peripatus* findet sich wie

schon erwähnt nichts derartiges. Hatschek behauptet, im Mandibularsegment werde das mediane Element absorbirt und aus den beiden lateralen Strängen dieser Gegend gingen die Schlundcommissuren hervor, während das untere Schlundganglion durch Verschmelzung der Ganglien der beiden Maxillarsegmente gebildet werde.

Der praeorale Abschnitt des Nervensystems besteht nur aus dem oberen Schlundganglion. Dasselbe entsteht nach Hatschek aus drei Theilen: erstens und hauptsächlich aus einer Schicht, welche sich jederseits von dem verdickten inneren Theil des Kopflappens ablöst; zweitens aus einer vorderen Fortsetzung der lateralen Stränge, und drittens aus einer Hauteinsenkung, die sich jederseits dicht vor dem dorsalen Rande der Antennen einstülpt. Diese Einstülpung ist zuerst mit einem Lumen versehen, das aber bald verschwindet, während ihre Wandungen in eigentliche Ganglienzellen übergehen. Die beiden oberen Schlundganglien bleiben bis ganz zum Schlusse des Embryonallebens ohne Verbindung unter sich an der Dorsalseite.

Tracheen und Speicheldrüsen. Die Tracheen treten, wie zuerst Bütschli (No. 405) zeigte, als selbständige, segmental angeordnete paarige Epiblasteinstülpungen auf (Fig. 189 *B* und *C*, *st*). Ihre Oeffnungen liegen stets nach aussen von den Gliedmaassen der Segmente, an denen solche überhaupt vorkommen.

Obgleich im fertigen Zustande Stigmata niemals zwischen Prothorax und Kopf zu finden sind[1]), so kann doch der Embryo und die Larve Tracheeneinstülpungen an sämmtlichen thorakalen (und vielleicht auch an den drei kiefertragenden Segmenten) und an allen Abdominalsegmenten mit Ausnahme der beiden letzten aufweisen.

Beim Embryo der Lepidopteren finden sich nach Hatschek (No. 414) 14 Stigmenpaare, welche den 14 hinter dem Munde folgenden Körpersegmenten angehören; Tichomiroff zeigte jedoch, dass Hatschek im Irrthum war, wenn er dies für die vordersten postoralen Segmente behauptete. Die letzten beiden Segmente entbehren der Stigmen. Bei den Larven der Lepidopteren sowie vieler Hymenopteren, Coleopteren und Dipteren kommen Stigmen auf sämmtlichen postcephalischen Segmenten vor mit Ausnahme des 2. und 3. Thorakal- und der beiden letzten Abdominalsegmente. *Apis* besitzt nach Kowalevsky (No. 416) elf, nach Bütschli aber (No. 405) nur zehn Paar Tracheeneinstülpungen, indem der Prothorax derselben entbehren soll. Hier bei der Biene treten sie gleichzeitig und noch vor den Gliedmaassen auf.

Die blinden Enden der Trachealeinstülpungen vereinigen sich häufig (z. B. bei *Apis*) zu einem gemeinsamen, longitudinal verlaufenden Canal, der einen Längstracheenstamm darstellt. In anderen Fällen (z. B. *Gryllotalpa*, Dohrn No. 408) bleiben sie getrennt und jeder Tracheenstamm hat sein eigenes System von Verzweigungen.

[1]) *Smynthurus*, zu den Collembola gehörig, besitzt nach Lubbock nur zwei Stigmata, die am Kopfe liegen.

Die Entwicklung der Tracheen liefert eine feste Stütze für die Ansicht, welche Moseley aus seinen Untersuchungen an *Peripatus* gewonnen hatte, dass sie blos Modificationen von Hautdrüsen seien.

Die Speichel- und Spinndrüsen sind Epiblastgebilde, die in ihrer Entwicklung den Tracheen sehr ähnlich und wahrscheinlich auch gleichen Ursprungs sind. Die Speicheldrüsen entstehen als paarige Epiblasteinstülpungen, aber nicht, wie man erwarten möchte, des Stomodaeums, sondern der Bauchplatte hinter dem Munde auf der inneren Seite der Mandibeln. Anfangs getrennt, vereinigen sie sich später zu einem gemeinsamen Ausführgang, der sich in den Mund öffnet. Die Spinndrüsen treten an der Innenseite des zweiten Maxillenpaares (bei *Apis* und den Lepidopteren) auf und werden zu langgestreckten Schläuchen, die beinah durch die ganze Länge des Körpers verlaufen. Sie sind den Speicheldrüsen in Bau und Entwicklung äusserst ähnlich, functioniren aber nur während des Larvenlebens. Sie gleichen ohne Zweifel auch den Schleimdrüsen der Mundpapillen von *Peripatus*, mit denen sie Moseley verglichen hat. Die Schleimdrüsen von *Peripatus* sind vielleicht die dem ersten Maxillenpaar angehörenden homologen Organe, für deren Vorhandensein bei den Insecten mehrere Anzeichen zu sprechen scheinen.

Mesoblast. Es wurde bereits erwähnt, dass sich das Mesoblast im Körper in zwei laterale Streifen spaltet (Fig. 189 *A*). Diese Streifen zerfallen nun bei vielen, wenn nicht bei allen Formen in eine Reihe von Somiten, welche den Segmenten des Körpers entsprechen. In jedem derselben tritt ein Hohlraum auf — die Anlage der Perivisceralhöhle — der es in eine somatische, dem Epiblast anliegende und eine splanchnische, dem Hypoblast anliegende Platte scheidet (Fig. 189). In den Zwischenräumen zwischen den Segmenten geht das Mesoblast continuirlich über die ventrale Medianlinie nach der anderen Seite hinüber. Es verlängert sich auch in jede Gliedmaasse hinein, sowie diese sich bilden, und im Innern derselben findet sich eine centrale Höhlung. Nach Metschnikoff hängen diese Höhlungen bei Myriapoden und Arachniden mit denen in den Somiten zusammen, Hatschek aber (No. 414) gibt an, dass sie von den letzteren unabhängig seien und sich gegen den Dotter öffneten.

Die weiteren Details der Umbildung des Mesoblasts sind noch sehr unvollkommen bekannt: die ausführlichste Darstellung darüber verdanken wir Dohrn (No. 408) von *Gryllotalpa*. Das Mesoblast scheint hienach rund herumzuwachsen und den Dotter noch vor dem Epiblast von der Dorsalseite zu umschliessen. Bei *Gryllotalpa* bildet es eine pulsirende Membran. Während sich dann das Epiblast dorsalwärts ausbreitet, wird der mediane dorsale Theil der Membran in Form einer Röhre abgeschnürt, welche zum Herzen wird. Zu gleicher Zeit obliterirt der freie Raum zwischen der pulsirenden Membran und dem Dotter, aber zwischen den Somiten bleiben quer verlaufende Spalträume übrig, durch welche das Blut vom ventralen Theil des Körpers zu entsprechenden Oeffnungen in der Wandung des Herzens gelangen kann. Der grösste Theil der Membran liefert die Muskeln des Rumpfes.

Ventral begegnen sich die Mesoblaststreifen bald über der Medianlinie. Die Hohlräume in den Gliedmaassen verschwinden und ihre mesoblastischen Wände werden zu Muskeln u. s. w. Auch die Hohlräume in den einzelnen Mesoblastsomiten sind bald nicht mehr scharf abgegrenzt.

Das splanchnische Mesoblast folgt dem Hypoblast bei seinem Wachsthum und liefert das Bindegewebe und die musculösen Theile der Wände des Darmcanals. Die Mesoblastwandung des Proktodaeums entsteht wahrscheinlich unabhängig von den Mesoblastsomiten. Im Kopfe soll das Mesoblast anfänglich eine median ventral gelegene Masse bilden, welche nicht bis in den Scheitellappen reicht, obwohl sie zur Bildung sowohl der Antennen als der Oberlippe beiträgt.

Darmcanal. Der Darmcanal der Insecten geht aus drei getrennten Abtheilungen hervor (Fig. 181), einem Mesenteron oder einem mittleren Abschnitt (*me*), einem Stomodaeum (*st*) und einem Proktodaeum (*an*). Letztere beiden sind Einstülpungen des Epiblasts, während das Mesenteron von Hypoblast ausgekleidet wird. Die Grenzen zwischen den drei Theilen kennzeichnen sich beim Erwachsenen in der Regel sehr deutlich dadurch, dass die Abkömmlinge des Epiblasts einen Ueberzug von Chitin tragen. Das Stomodaeum besteht aus Mund, Oesophagus, Kropf und Vormagen, wenn solche Abschnitte vorhanden sind. Das Mesenteron umfasst den Magen und ist manchmal (Orthoptera etc.) an seinem Vorderende mit Pylorusdivertikeln versehen; hinten endigt es unmittelbar vor den Malpighi'schen Gefässen. Diese ergiessen sich in's Proktodaeum, zu welchem die ganze Strecke von ihrer Einmündung an bis zum After gehört.

Die Mundeinstülpung erscheint nahezu gleichzeitig mit der ersten Anlage der Segmente am Vorderende der Furche zwischen den seitlichen Nervensträngen und wenig später kommt am hintersten Ende der Bauchplatte die Analeinstülpung zum Vorschein.

Die Malpighi'schen Gefässe treten als zwei Paare von Epiblastauswüchsen des Proktodaeums auf; ob dieselben zuerst solid sind, ist ungewiss. Die Vermehrung ihrer Anzahl, welche später in der Regel stattfindet, beruht auf (anfänglich soliden) Sprossungen aus den beiden ursprünglichen Gefässen.

Die drüsigen Wandungen des Mesenterons stammen vom Hypoblast ab, allein die erste Entstehung dieser Schicht selbst ist keineswegs in allen Fällen vollständig erforscht. Bei *Hydrophilus* tritt sie nach Kowalevsky (No. 416) in Form zweier von den seitlichen Mesoblastmassen sich abspaltender Blätter auf, welche allmählich den Dotter umwachsen, und eine ähnliche Bildungsweise scheint für *Apis* zu gelten. Tichomiroff (No. 420) bestätigt Kowalevsky's Angaben über diesen Punkt und fügt hinzu, dass diese beiden Massen zuerst ventral und viel später erst dorsal zur Vereinigung gelangen. Bei den Lepidopteren anderseits findet Hatschek, dass das Hypoblast als mediane Masse polygonaler Zellen im vorderen Abschnitt der Bauchplatte entsteht. Diese Zellen vermehren

sich durch Aufnahme von Stoffen aus dem Dotter, dehnen sich allmählich aus und wachsen um den Dotter herum.

Dohrn (No. 408) glaubt, dass die Dotterzellen, deren Ursprung bereits besprochen wurde, die Hypoblastwandungen des Mesenterons liefern, welche Ansicht Graber (No. 412) zu theilen scheint, obgleich dieser auch annimmt, dass einige der Dotterzellen durch Knospung aus dem Blastoderm hervorgehen [1]).

Nach analogen Erscheinungen bei den Spinnen bin ich geneigt, Dohrn's und Graber's Ansicht anzunehmen. Ich halte es für wahrscheinlich, dass Kowalevsky's Beobachtungen so zu erklären sind, dass die Hypoblastplatten, welche sich nach ihm vom Mesoblast abspalten, in Wirklichkeit vom Dotter abstammen.

Es dürfte am Platze sein, hier noch einige Bemerkurgen dem beizufügen, was bereits über den Ursprung der Dotterzellen gesagt worden ist. Wie schon erwähnt zerfällt der centrale Dotter zu einer Zeit, die aber für die verschiedenen Formen nicht constant ist, in polygonale oder rundliche Massen, in denen häufig ein Kern nachzuweisen war, obgleich dies in vielen Fällen nicht gelang. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass solche Kerne in allen Fällen wirklich vorhanden und diese Massen somit als Zellen zu betrachten sind. Sie stellen in der That die Dotterzellen dar. Die Peripherie des Dotters zerfällt schon in Zellen, während das Innere noch ganz homogen ist.

Die Hypoblastwandungen des Mesenterons scheinen sich lateral zuerst zu bilden (Fig. 189 *B* und *C*, *hy*). Sie vereinigen sich dann ventral (Fig. 185 *A* und *B*) und gelangen im Mesenteron zuletzt an der Dorsalseite zum Verschluss.

Das Mesenteron ist anfänglich ein geschlossener Sack, unabhängig vom Stomodaeum und Proktodaeum, und bei der Biene bleibt dies Verhältniss auch nach Abschluss des Embryonallebens noch bestehen. Die einzigen Drüsenorgane des Mesenterons sind die nicht selten vorhandenen Pylorusröhren, welche einfache Auswüchse seines vorderen Endes darstellen. Möglicherweise bilden sie sich in einigen Fällen *in situ* um die lateralen Theile des Dotters herum.

Sehr häufig wird der gesammte Dotter von den Wandungen des Mesenterons umschlossen, zuweilen aber, wie bei *Chironomus* und *Simulia* (Weismann, No. 430; Metschnikoff, No. 423), bleibt ein Theil desselben zwischen der ventralen Wand des Mesenterons und der Bauchplatte liegen. Bei *Chironomus* ordnet sich dieser ausserhalb des Mesenterons bleibende Dotter in Form eines medianen und zweier lateraler Streifen an. Ein Theil der Dotterzellen dringt, sei es vor dem Verschluss des Mesenterons, sei es dass sie von dem nicht mit eingeschlossenen Abschnitt des Dotters herstammen, in die sich entwickelnden Organe ein

[1]) Graber's Auffassung hievon lässt sich vielleicht durch die Annahme erklären, dass er einen Uebergang von Dotterzellen in das Blastoderm mit einem Uebergang von Blastodermzellen in den Dotter verwechselt habe. Das erstere findet nämlich, wie ich gefunden habe, bei den Spinnen in bedeutendem Umfange statt und kommt daher wahrscheinlich auch bei den Insecten vor.

(Dohrn, No. 408) und dient als eine Art von Nahrungszellen. Sie liefern auch Blutkörperchen und Bindegewebskörperchen. Solche Dotterzellen lassen sich wohl mit den eigenthümlichen von Reichenbach bei *Astacus* beschriebenen Körperchen vergleichen, welche hier das secundäre Mesoblast bilden. Aehnliche Zellen spielen in der Entwicklung der Spinnen eine sehr wichtige Rolle.

Geschlechtsorgane. Die Beobachtungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane sind noch ziemlich dürftig. Bei den Dipteren fanden sowohl Metschnikoff (No. 423) als Leuckart gewisse Zellen — die sogenannten Polzellen — aus denen die Geschlechtsorgane hervorgehen sollen. Diese fraglichen Zellen erscheinen (bei *Chironomus* und *Musca vomitoria*, Weismann, No. 430) am hintern Ende des Eies vor der Bildung irgend einer andern Blastodermzelle. Bald sondern sie sich vom Blastoderm ab und vermehren sich durch Theilung. In dem von der viviparen Larve von *Cecidomyia* erzeugten Embryo findet man anfänglich eine einzige Polzelle, welche sich später in vier theilt, und die daraus entstehenden Zellen werden vom Blastoderm umschlossen. Sie zerfallen darauf in zwei Massen, welche nach Metschnikoff (No. 423) von indifferenten Embryonalzellen umgeben werden sollen[1]). Sodann verschmilzt ihr Protoplasma, ihre Kerne theilen sich und es entstehen aus ihnen die Ovarien der Larve, deren Tunica von den sie umgebenden Zellen gebildet wird.

Bei *Aphis* entdeckte Metschnikoff (No. 423) in einem sehr frühen Stadium eine Zellmasse, welche die Geschlechtsorgane liefert. Dieselbe liegt am Hinterende der Bauchplatte und mit Ausnahme einer einzigen dieser Zellen, aus welcher durch Theilung eine dem Fettkörper anliegende grüne Masse hervorgeht, verschmilzt ihr Protoplasma zu einem Syncytium. Dasselbe nimmt gegen Ende des Embryonallebens die Form eines Hufeisens an. Dann theilt sich die Masse in zwei Theile, deren peripherische Schicht an jedem die Tunica liefert, während von ihrem Hinterende ein anfänglich solider Gang, die Eiröhre hervorwächst. Die Massen selbst stellen die Keimstöcke dar. Der Oviduct entsteht durch Vereinigung der Gänge beider Keimstöcke.

Ganin leitet die Geschlechtsorgane bei *Platygaster* (siehe pag. 397) vom Hinterende der Bauchplatte in der Nähe des Proktodaeums ab, während Suckow angibt, dass die Geschlechtsorgane Auswüchse des Proktodaeums selbst seien. Nach diesen beiden Beobachtungen scheinen die Geschlechtsorgane einen epiblastischen Ursprung zu haben — ein Verhalten, das ganz wohl mit ihrer Abstammung von den Polzellen vereinbar ist.

Bei den Lepidopteren finden sich die Geschlechtsorgane in den späteren Perioden des Embryonallebens als gesonderte paarige Organe zu jeder Seite des Herzens im achten postcephalischen Segment. Es sind elliptische Körper mit einem Ausführgang, der beim Weibchen vom Hinterende, beim Männchen von der Mitte ausgeht. Die Ei- oder Samenröhren sind einfache Auswüchse der elliptischen Körper.

[1]) Dieser Punkt erfordert noch genauere Beobachtungen.

Bei andern Insecten gleichen die späteren Entwicklungsstadien der Geschlechtsorgane vollständig dem Befunde bei den Lepidopteren und in der Regel sind dieselben schon gegen Ende des Embryonallebens deutlich sichtbar.

Es lässt sich vielleicht trotz einiger oben citirter Beobachtungen von METSCHNIKOFF die allgemeine Behauptung aufstellen, dass aus der ursprünglichen Zeugungsmasse sowohl die eigentlichen Geschlechtsdrüsen als auch ihre Ausführgänge entstehen. Ebenso scheint ziemlich ausgemacht zu sein, dass die Geschlechtsdrüsen in beiden Geschlechtern gleichen Ursprungs sind.

Besondere Larvenformen.

Einzelne Hymenopteren, welche ihre Eier in die Eier oder Larven anderer Insecten ablegen, bieten in ihrer Entwicklung sehr eigenthümliche Modificationen dar. *Platygaster*, dessen Eier in die Larven von *Cecidomyia* abgelegt werden, erleidet vielleicht unter allen diesen Formen die merkwürdigste Entwicklung. Dieselbe ist von GANIN (No. 410), dem wir die folgende Darstellung entnehmen, genauer untersucht worden.

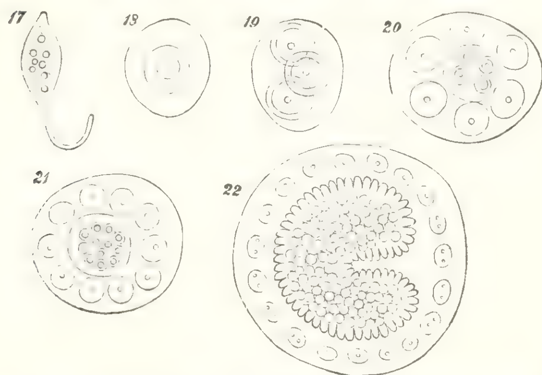


Fig. 190. Eine Reihe von Stadien aus der Entwicklung von *Platygaster*. (Aus LUBBOCK, nach GANIN.)

Die jüngsten Stadien sind leider nur unvollständig bekannt und die von GANIN gegebenen Erklärungen können keineswegs in allen Fällen befriedigen. Unmittelbar nachdem das Ei abgelegt wurde, ist es von einer Kapsel umhüllt, die sich zu einem Stiel verlängert (Fig. 190, *17*). Im Innern des Eies erscheint bald ein einzelner kugliger Körper, den GANIN für eine Zelle hält (Fig. 190, *18*). Im nächsten Stadium treten drei ähnliche Körper im Dotter auf, die ohne Zweifel vom ersten abstammen (Fig. 190, *19*). Der centrale zeigt einige von den übrigen abweichende Merkmale; nach GANIN geht sogar der ganze Embryo aus ihm allein hervor. Die beiden peripherischen Körper vermehren sich dann durch Theilung und erscheinen bald als in eine Protoplasmaschicht eingebettete Kerne (Fig. 190, *20*, *21*, *22*). Die so entstandene Schicht dient als Hülle für den Embryo und wird von GANIN für das Homologon des Amnions (? der serösen Membran) anderer Insectenembryonen gehalten. In der Embryonalzelle sollen durch einen endogenen Zellbildungsprocess neue Zellen entstehen (Fig. 190, *20*, *21*). Es ist jedoch wahrscheinlich, dass GANIN in den ersten Stadien Zellen mit Kernen ver-

wechselt hat, dass sich also wie bei anderen Insecten ein Blastoderm bildet und dass dieses auf noch unbekannte Weise in eine oberflächliche Schicht, welche der serösen Hülle den Ursprung gibt, und eine tiefere Schicht, welche den Embryo bildet, zerfällt. Wie dem auch sei, jedenfalls wird eine Differenzirung in eine Epiblastschicht von säulenförmigen und eine Hypoblastschicht von mehr abgerundeten Zellen bald im Körper des Embryos sichtbar. Darauf wächst der Embryo sehr rasch, bis er durch eine tiefe quere Einschnürung von der Bauchfläche her in einen vorderen cephalothorakalen und einen hinteren caudalen Abschnitt zerfällt (Fig. 190, *22*). Der Cephalothorax nimmt an Breite zu und nahe seinem Vorderende tritt eine Einstülpung auf, welche den Mund und Oesophagus liefert. An der Ventralseite des Cephalothorax entsteht zuerst ein Paar klauenförmiger Anhänge beiderseits des Mundes, dann ein hinteres Gliedmaassenpaar nahe der Verbindung von Cephalothorax und Abdomen und zuletzt ein Paar kurze konische Antennen ganz vorn.

Zu gleicher Zeit wird das Hinterende des Abdomens zweitheilig und gestaltet sich zu einem gabelförmigen Anhang um, und bald darauf kommen am Schwanzabschnitt vier Furchen zum Vorschein, welche diesen Theil des Embryos in einzelne Segmente theilen. Während diese Veränderungen in der allgemeinen Form des Embryos stattfanden, erzeugte das Epiblast eine Cuticula und die Hypoblastzellen differenzirten sich in eine centrale hypoblastische Axe — das Mesenteron — und eine diese umgebende Mesoblastschicht, deren Zellen zum Theil Längsmuskeln bilden.

Mit diesem Stadium schliesst die Periode ab, welche als Embryonalentwicklung von *Platygaster* bezeichnet werden kann. Der Embryo macht sich aus dem Amnion frei und stellt nun eine Larve dar, welche Ganin ihrer höchst merkwürdigen Eigenschaften wegen die *Cyclopslarve* nannte.

Es sind von ihm die Larven dreier Arten beschrieben worden, die in Fig. 191, *23*, *24* und *25* dargestellt sind. Diese Larven weichen durchaus vom gewöhnlichen Hexapodentypus der Larven sowohl wie der Erwachsenen ab. Sie bestehen aus einem Cephalothoraxschild mit den drei Gliedmaassenpaaren *(a, kf, 1fg)*, deren Entwicklung bereits beschrieben wurde, und einem von fünf Segmenten gebildeten Abdomen, deren letztes die etwas variirenden Schwanzanhänge trägt. Das Nervensystem ist bis dahin noch nicht ausgebildet.

Die Larven bewegen sich mit Hilfe ihrer Klauen in den Geweben ihrer Wirthe umher.

Auf den ersten Larvenzustand folgt ein zweiter mit ganz anderen Charakteren und der Uebergang von jenem zu diesem ist von einer Häutung begleitet.

Diese beginnt am Hinterende und das ganze letzte Segment wird dabei vollständig abgeworfen. Mit dem Fortschreiten der Häutung nach vorne verliert der Schwanz seine Segmentirung und wird stark seitlich zusammengedrückt, die Gliedmaassen des Cephalothorax gehen verloren und der ganze Embryo bekommt eine ovale Form ohne jede scharfe Scheidung in einzelne Regionen und ohne die geringste Spur von Segmentirung (Fig. 191, *26*). Von den inneren Veränderungen, welche

während der Abwerfung der Cuticula vor sich gehen, kommt zunächst die Bildung eines Proktodaeums *(gh)* durch eine Einstülpung, die in Berührung mit dem Mesenteron, aber blind endigt. Bald darauf erscheint längs der Bauchfläche eine Epiblastverdickung *(bsm)*, welche hauptsächlich

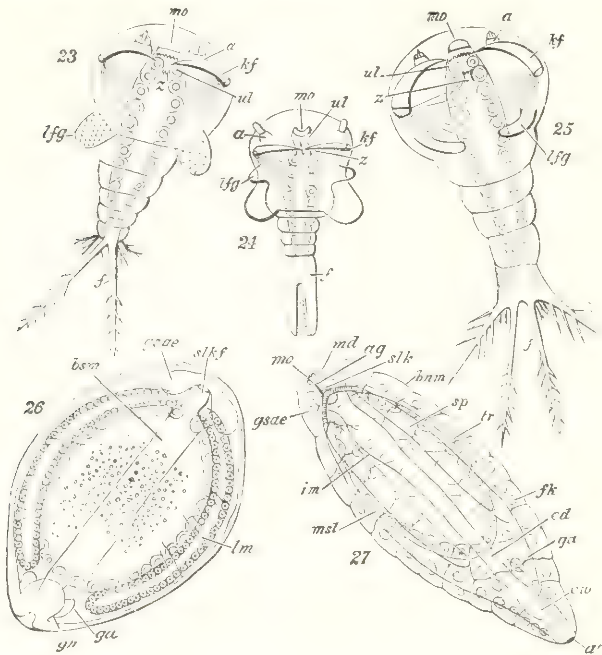


Fig. 191. Eine Reihe von Entwicklungsstadien von *Platygaster*. (Aus LUBBOCK, nach GANIN.)
23, 24, 25. Cyclopslarven von drei *Platygaster*arten.
26. Zweites Larvenstadium. *27.* Drittes Larvenstadium.
mo. Mund; *a.* Antenne; *kf.* Hakenfüsse; *lfg.* seitliche Füsse; *f.* Gabeläste des Schwanzes; *ul.* Unterlippe; *slkf.* Oesophagus; *gsae.* Oberes Schlundganglion; *bsm.* ventrale Epiblastplatte; *lm.* laterale Muskeln (in *26* weisen die Buchstaben auch auf die Speicheldrüsen); *gh.* Proktodaeum; *ga.* Geschlechtsorgane; *md.* Mandibeln; *ag.* Ausfuhrgänge der Speicheldrüsen; *sp.* (in *27*) Speicheldrüsen; *msl.* Magen; *ed.* Darm; *ew.* Rectum; *ao.* After; *tr.* Tracheen; *fk.* Fettkörper.

den Bauchnervenstrang liefert; dieselbe hängt hinten mit dem zur Bildung des Proktodaeums eingestülpten Epiblast zusammen und verlängert sich vorne jederseits in zwei Scheitellappen, in denen sich gleichfalls Epiblastverdickungen befinden *(gsae)*, welche in die oberen Schlundganglien und vielleicht auch in andere Theile übergehen.

Gegen Ende der zweiten Larvenperiode ordnen sich die Muskeln *(lm)* segmentweise an und zeigen schon Spuren der Segmentirung, welche in der dritten Larvenperiode zum Vorschein kommt. Das dritte und letzte Larvenstadium von *Platygaster* (Fig. 191, *27*), während dessen er immer noch in den Geweben seines Wirthes verweilt, bietet keine besonders auffallenden Züge dar. Der Uebergang aus der zweiten in die dritte Form ist abermals von einer Häutung begleitet.

So merkwürdig auch die eben beschriebenen Larven sind, so liegt doch in Anbetracht ihrer parasitischen Lebensweise durchaus kein Grund vor, dieselben als vorälterliche Formen aufzufassen.

Metamorphose und Heterogamie.

Metamorphose. Die Mehrzahl der Insecten wird in einem Zustande geboren, in dem sie offenbar sehr von ihren Erzeugern abweichen. Der Grad dieser Abweichung unterliegt bedeutenden Schwankungen, in der Regel aber machen die Larven eine sehr scharf ausgeprägte Metamorphose durch, bevor sie den ausgewachsenen Zustand erreichen. Eine ausführliche Schilderung dieser Metamorphose in den verschiedenen Insectenordnungen würde eine zu grosse Menge von zoologischen Einzelthatsachen erfordern, als dass wir uns in diesem Werke darauf einlassen könnten; ich werde mich daher auf wenige Bemerkungen über die allgemeinen Züge und den Ursprung der Metamorphose sowie der während ihres Ablaufs stattfindenden histologischen Vorgänge beschränken[1]).

Bei den Aptera unterscheidet sich die Larve vom Erwachsenen nur in der Zahl der Hornhautfacetten und der Gelenke an den Antennen.

Bei den meisten Orthopteren und Hemipteren kennzeichnen sich die Larven gegenüber den fertigen Formen durch den Mangel von Flügeln und noch andere Punkte. Die Flügel u. s. w. werden aber im Verlauf einer Reihe von successiven Umbildungen entwickelt. Die Ephemeriden und Libelluliden jedoch zeigen eine complicirtere Verwandlung, indem die Larve provisorische Tracheenkiemen besitzt, welche vor der letzten Umformung abgeworfen werden. Bei den Ephemeriden findet sich gewöhnlich eine grosse Anzahl von Häutungen; die Tracheenkiemen erscheinen nach der zweiten Häutung, die Anlagen der Flügel aber erst, wenn die Larve ungefähr halb ausgewachsen ist. Das Larvenleben kann sehr lange Zeit in Anspruch nehmen.

In allen andern Insectengruppen, bei den Dipteren, Neuropteren, Coleopteren, Lepidopteren und Hymenopteren, durchläuft die Larve — mit wenigen Ausnahmen — ein Ruhestadium, in dem sie als Puppe bezeichnet wird, bevor sie den fertigen Zustand erreicht. Diese Formen fasst man als Holometabola zusammen.

Die Dipteren haben fusslose Larven. Bei den eigentlichen Fliegen (den Muscidae) entbehren sie eines besonderen Kopfes und die Kiefer sind durch einfache Haken ersetzt. Bei den Tipulidae anderseits findet sich ein wohlentwickelter Kopf mit den normalen Anhängen. Die Puppen der Muscidae sind ruhend und in die Larvenhaut eingeschlossen, welche

[1]) Wegen einer systematischen Behandlung dieses Gegenstandes wird der Leser auf LUBBOCK (No. 420) und GRABER (No. 411) verwiesen. Bei WEISMANN (No. 430 und 431) findet man eine eingehende Darstellung der inneren Veränderungen, welche dabei Platz greifen.

zusammenschrumpft und eine feste eiförmige Kapsel bildet. Bei den Tipulidae dagegen wird die Larvenhaut im Puppenstadium abgeworfen und in manchen Fällen fahren die Puppen fort, sich herumzubewegen.

Die Larven der Neuropteren sind sechsfüssige gefrässige Thiere. Wenn die Larve zur Puppe wird, so sind alle äusseren Organe der Imago bereits angelegt. Häufig ist die Puppe in einen Cocon eingeschlossen. Dieselbe verhält sich gewöhnlich ruhig, obgleich sie manchmal auch schon kurz vor dem Ausschlüpfen der Imago sich zu bewegen anfängt.

Unter den Coleopteren beobachtet man eine grosse Menge verschiedener Larvenformen. In der Regel sind die Larven sechsfüssig und gleichen ungeflügelten Insecten. Manche pflanzenfressende Larven aber (z. B. die von *Melolontha*) sind eigentlichen Raupen sehr ähnlich und ebenso finden sich madenförmige Larven ohne Füsse *(Curculio)*, welche den Larven der Hymenopteren gleichen. Die Puppe ist ruhend, lässt aber bereits alle Theile des künftigen Käfers deutlich erkennen. Zu den interessantesten Käferlarven gehören diejenigen von *Sitaris*, einer Gattung der Meloidae (Fabre, No. 409). Sie verlassen das Ei als bewegliche sechsfüssige Larven, die sich am Körper von Hymenopteren anklammern und sich von diesen zu einer mit Honig gefüllten Zelle tragen lassen. Hier verzehren sie das Ei des Hymenopters. Dann machen sie eine Häutung durch, in welcher sie ihre Gliedmaassen functionell verlieren, jedoch kleine Rudimente derselben behalten und zu Maden werden. Als solche ernähren sie sich von dem Honig und verwandeln sich nach einer ferneren Häutung in Puppen.

Die Lepidopterenlarven zeigen die wohlbekannte Form der Raupe. Diese besitzt kräftige, zum Zerbeissen der pflanzlichen Gewebe geeignete Kiefer, die ganz anders aussehen als die Mundtheile des fertigen Thieres. Dann folgen drei Paare gegliederter Thoraxfüsse und eine wechselnde Zahl von (gewöhnlich fünf) rudimentären Abdominalbeinpaaren, die sogenannten Afterfüsse. Die Larve macht mehrere Häutungen durch und die äusseren Theile des Erwachsenen, wie z. B. die Flügel u. s. w. bilden sich schon vor dem Puppenstadium unter dem chitinösen Exoskelet. Die Puppe ist bei einigen Schmetterlingen in einen Cocon eingeschlossen und heisst Chrysalis.

Die Hymenopteren weisen erhebliche Verschiedenheiten im Charakter ihrer Larven auf. Bei den Aculeata, vielen Entomophaga, den Cynipidae etc. sind die Larven fusslose Maden, die unfähig sind, sich ihre Nahrung selbst zu suchen; bei den Siricidae dagegen sind es raupenähnliche sechsfüssige Formen, die manchmal sogar Afterfüsse besitzen. Bei einigen Entomophagen zeigen die Larven sehr merkwürdige Eigenthümlichkeiten, die bereits im vorigen Abschnitt beschrieben wurden; siehe S. 396—398.

Bevor wir zur Erörterung des Werthes der verschiedenen hier kurz aufgezählten Larvenformen übergehen, müssen noch einige Worte über die inneren Veränderungen beigefügt werden, die während des Ablaufs der Metamorphose vor sich gehen. In den einfachsten Fällen, wie bei den Orthopteren und Hemipteren, wo sich die Metamorphose

auf die allmähliche Entwicklung der Flügel u. s. w. durch eine Reihe von Verwandlungen beschränkt, erscheinen die Flügel zuerst als zwei Falten der Epidermis unter der Cuticula an den beiden hinteren Brustsegmenten. Bei der nächsten Verwandlung werden diese Fortsätze von der neugebildeten Cuticula bedeckt und erscheinen als kleine Vorragungen. Bei jeder folgenden Verwandlung treten dieselben stärker hervor in Folge des Wachsthums der Epidermis, das in der vorhergehenden Zwischenzeit stattgefunden hatte. Hand in Hand mit der Ausbildung solcher Organe gehen natürlich innere Veränderungen in der Anordnung der Musculatur etc. des Thorax, welche *pari passu* mit der Umgestaltung der Theile, zu denen sie gehören, fortschreiten. Die Besonderheiten der Metamorphose bei gewissen Formen wie den Ephemeriden bestehen eigentlich nur darin, dass zu derselben Zeit, wo die neuen Organe auftreten, provisorische Organe abgeworfen werden.

Bei den Holometabola sind die inneren Umwandlungsvorgänge von viel eigenthümlicherer Art. Im Einzelnen verdanken wir unsere Kenntniss hievon vorzugsweise Weismann (No. 430 und 431). Die Larven der Holometabola führen grösstentheils eine ganz andere Lebensweise als die Erwachsenen. Eine einfache Reihe von Uebergängen vom einen zum anderen Zustande wäre geradezu unmöglich, da die Zwischenformen meistens gar nicht lebensfähig sein würden. Der Uebergang vom Larven- zum erwachsenen Zustand muss daher nothwendigerweise mehr oder weniger plötzlich geschehen und zwar findet er während des ruhenden Puppenstadiums statt. Manche äussere Organe des Erwachsenen werden aber schon vor diesem Stadium ausgebildet, ohne dass dieselben jedoch oberflächlich sichtbar würden. Die einfachste Form der holometabolischen Metamorphose lässt sich an der Entwicklung von *Corethra plumicornis* (zu den Tipulidae gehörig) erläutern. Diese Larve entbehrt ebenso wie die der übrigen Tipulidae der Brustgliedmaassen, allein vor der letzten Umwandlung, also kurz vor dem Puppenstadium, kommen gewisse Gebilde zum Vorschein, welche Weismann Imaginalscheiben nannte. Dieselben sind bei *Corethra* einfache Einstülpungen der Epidermis. Im Thorax finden sich sechs Paare solcher Gebilde, drei dorsal und drei ventral. Die drei ventralen Paare hängen mit den Endigungen der sensorischen Nerven zusammen und die Gliedmaassen der Imago entstehen als einfache Auswüchse aus denselben, wobei diese allmählich eine spiralige Form erlangen. Im Innern dieser Auswüchse bilden sich die Muskeln, Tracheen etc. der Beine, welche Weismann (jedoch wie mir scheint ohne genügenden Grund) für das Product einer Vermehrung der Zellen des Neurilemms hält. Die Flügel gehen aus den beiden hinteren dorsalen Imaginalscheiben hervor. Die Hypodermis der Larve geht direct in die der Imago über.

Das Puppenstadium von *Corethra* ist verhältnissmässig sehr kurz und die inneren Veränderungen, die während desselben Platz greifen, sind nicht sehr beträchtlich. Die Abdominalmuskeln der Larve gehen zum grössten Theil unverändert in die der Imago über, während sich

die einzelnen Muskeln des Thorax, welche mit den Flügeln etc. zusammenhängen, erst in der letzten Larvenperiode direct aus bereits im Embryo angelegten Zellsträngen entwickeln.

Bei den Lepidopteren sind die Veränderungen beim Uebergang aus dem Larven- in den erwachsenen Zustand nicht viel beträchtlicher als bei *Corethra*. Aus ähnlichen Imaginalscheiben entspringen während der späteren Larvenperioden die Flügel u. s. w. Etwas bedeutender sind die inneren Veränderungen während der ziemlich langen Puppenperiode. Wichtige Umgestaltungen und Neubildungen finden in Zusammenhang mit dem Darmcanal, dem Nerven- und dem Muskelsystem statt.

Die Vorgänge aber, die bei den wahren Fliegen (Muscidae) stattfinden, sind noch viel verwickelter als bei *Corethra* oder den Lepidopteren. Das Abdomen der Larve von *Musca* wandelt sich zwar wie bei jenen Formen direct in das Abdomen der Imago um, die ganze Epidermis aber und die Gliedmaassen von Kopf und Thorax stammen von den Imaginalscheiben ab, welche sich im Innern und (soweit bekannt ist) unabhängig von der Epidermis der Larve oder des Embryos ausbilden. Dieselben sind einfach Massen von augenscheinlich indifferenten Zellen, die grösstentheils erst gegen Ende des Embryonallebens erscheinen und an Nerven oder Tracheen befestigt sind. Während des Larvenlebens nehmen sie an Umfang zu, in dem relativ langen Puppenstadium aber vereinigen sie sich und liefern eine zusammenhängende Epidermis, aus welcher die Gliedmaassen als Fortsätze hervorwachsen. Die Epidermis des Vorderkörpers der Larve wird einfach abgeworfen und hat keinen Antheil an der Bildung der Epidermis des fertigen Thieres.

Es finden sich im Kopfe ein und im Thorax sechs Paar Imaginalscheiben. Zwei Paare, ein dorsales und ein ventrales, treten zur Bildung je eines Brustrings und der dazu gehörigen Gliedmaassen zusammen.

Obgleich es wie erwähnt noch nicht durch wirkliche Beobachtung erwiesen ist, dass die Imaginalscheiben von *Musca* vom embryonalen Epiblast abstammen, so lässt doch ihre Bildungsweise und ihr späteres Schicksal gar keinen Zweifel übrig, dass sie in der That den Imaginalscheiben von *Corethra* homolog sind. Ihre erste Entstehung wäre wohl einer genaueren Untersuchung werth.

Die Metamorphose der inneren Organe ist noch merkwürdiger als die der äusseren. Es fallen nämlich sämmtliche inneren Organe mit Ausnahme der Geschlechtsorgane einem totalen oder theilweisen Zerfall anheim. Was den Darmcanal, die Malpighi'schen Gefässe, das Herz und das Centralnervensystem betrifft, so ist der Zerfall nur partiell, was WEISMANN Histolyse genannt hat. Die Zellen dieser Theile erleiden eine fettige Degeneration, wobei in einigen Fällen blos die Kerne übrig bleiben. Das dadurch entstandene Plasma behält aber die Gestalt der bisherigen Organe und bildet sich schliesslich zu den entsprechenden Organen der Imago aus. Tracheen, Muskeln, peripherische Nerven und ein vorderer Abschnitt des Darmcanals

dagegen zerfallen vollständig. Ihre Neubildung scheint von körnigen Zellen auszugehen, welche von dem enormen Fettkörper abstammen.

Die Erscheinungen der Muscidenentwicklung sind unstreitig von recht überraschender Art. Lassen wir zunächst die Frage nach dem Ursprung des Puppenstadiums ausser Betracht, auf die ich später zurückkomme, so wird man jedenfalls zugeben müssen, dass die Larve während des Puppenstadiums eine Reihe von Veränderungen durchmacht, welche, wenn sie allmählich stattgefunden hätten, bei *Musca* eine vollständige, obschon nur langsame Erneuerung der Gewebe bedingen würden. Wenn dies der Fall wäre, so könnten die Zellen, welche die der Larve und der Imago gemeinsamen Organe zusammensetzen, im natürlichen Verlauf der Dinge nicht bei beiden dieselben Zellen sein, sondern die letzteren wären Abkömmlinge der ersteren. Wir dürfen daher wohl in der schnell ablaufenden Umwandlung der Larvenorgane in diejenigen des fertigen Thieres so zu sagen eine Condensirung des gewöhnlichen Zelltheilungsprocesses zu finden erwarten. Solche Condensirungen treten uns nun in der That wahrscheinlich in der Histolyse der inneren Organe und in der Bildung der Imaginalscheiben für die äusseren entgegen, und die genauere Untersuchung wird wohl, wie ich glaube, nachweisen, dass auch die Imaginalscheiben der Musciden vom embryonalen Epiblast abstammen. Diese Betrachtungen erklären zwar noch keineswegs alle die interessanten Beobachtungen von WEISMANN, aber mit dem Fortschreiten in der angedeuteten Richtung dürfte sich leicht eine Erklärung dafür einstellen.

Aehnliche Erscheinungen, welche denen bei den Insecten mehr oder weniger entsprechen, finden sich bei den Platyelminthen und den Echinodermen. Die vier scheibenförmigen Einstülpungen der Haut bei vielen Nemertinenlarven (siehe S. 190), aus denen die bleibende Leibeswand des Wurmes hervorgeht, lassen sich wohl mit den Imaginalscheiben vergleichen. Die darauffolgende Abwerfung der Haut des Pilidiums oder der Larve von DESOR ist ein ähnlicher Vorgang wie die Resorption eines Theils der Larvenhaut von *Musca*. Die Bildung einer neuen Haut innerhalb der ersten Larvenform bei den Distomen und den Cestoden ist mit der scheinbar selbständigen Bildung der Imaginalscheiben bei *Musca* auf eine Linie zu stellen.

Die Thatsache, dass es in sehr vielen Fällen möglich ist, einen unmittelbaren Zusammenhang der Organisation der Larve mit ihrer Umgebung nachzuweisen, bezeugt mit voller Klarheit, dass die Charaktere der allermeisten lebenden Larvenformen der Insecten secundären Anpassungen ihren Ursprung verdanken. Wenige Beispiele werden dies erläutern.

Bei den einfachsten Typen der Metamorphose, z. B. bei den Orthoptera genuina, führt die Larve genau dieselbe Lebensweise wie das erwachsene Thier. Die Raupenform finden wir bei den pflanzenfressenden Larven der Lepidopteren, Hymenopteren und Coleopteren. Wo die Larve ihre Nahrung gar nicht erst aufzusuchen braucht, wird die fusslose Madenform angenommen. Das Vorkommen einer solchen fusslosen Larve ist besonders bei den Hymenopteren

beachtenswerth, indem hier Rudimente der thorakalen und abdominalen Gliedmaassen am Embryo vorhanden sind, welche bei der Larve wieder verloren gehen. Die oben (S. 400) beschriebene Larve von *Sitaris* endlich bietet uns einen andern sehr schlagenden Beweis dafür dar, dass die Organisation der Larve ganz ihrer Lebensweise angepasst ist.

Es geht aus dem Gesagten ohne weiteres hervor, dass die Entwicklung der Orthoptera genuina und ähnlicher Formen primitiver ist als die der holometabolischen Typen — eine Folgerung, welche aufs beste mit den palaeontologischen und anatomischen Thatsachen zusammenstimmt, aus denen deutlich zu ersehen ist, dass die Orthopteren eine sehr primitive Insectengruppe sind.

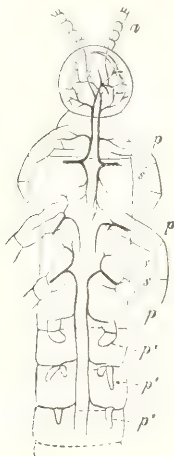


Fig. 192. Vordere Hälfte von *Campodea fragilis*. (Aus Gegenbaur, nach Palmén.) *a*. Antennen; *p*. Füsse; *p'*. postthorakale Fussrudimente; *s*. Stigma.

Die vorstehenden Betrachtungen finden vielleicht in noch höherem Grade Anwendung auf die Thysanuren, ja es hat den Anschein, als ob diese Gruppe näher mit den ursprünglichen flügellosen Vorfahren der Insecten verwandt wäre als irgend eine andere [1]. Die Beschaffenheit ihrer Mundtheile, die Einfachheit ihrer Metamorphose und das Vorhandensein von Abdominalgliedmaassen (Fig. 192) — Alles spricht zu Gunsten dieser Ansicht, und auch die Aehnlichkeit der ausgewachsenen Thiere mit den Larven der Pseudoneuropteren u. s. w. weist nach dieser Richtung hin. Die Thysanuren und Collembolen dürfen jedoch nicht als Angehörige des eigentlichen Stammes der Insectenvorfahren, sondern nur als degenerirte Verwandte desselben betrachtet werden, ungefähr ebenso wie *Amphioxus* und die Ascidien als degenerirte Verwandte des Vorfahrenstammes der Vertebraten und *Peripatus* als ein solcher der Tracheaten anzusehen ist. Es ist wahrscheinlich, dass es allen diesen Formen gerade vermöge ihrer herabgekommenen Lebensweise gelungen ist, ihre ursprünglichen Charaktere zu behaupten, indem sie dadurch verhindert wurden, im Kampf um's Dasein direct mit ihren höher entwickelten Verwandten in Wettbewerbung zu treten. — Wenn man auch im allgemeinen sicherlich nicht erwarten darf, dass die Larvenformen der Insecten viel Licht auf die Beschaffenheit der Insectenvorfahren werfen werden, so ist es mir doch immerhin wahrscheinlich, dass Formen wie die Raupe der Lepidopteren in dieser Hinsicht nicht ohne eine gewisse Bedeutung sind. Man kann sich sehr wohl vorstellen, dass sich selbst eine secundäre Larvenform einfach durch Verlängerung eines Embryonalstadiums

[1] Namentlich Brauer und Lubbock (No. 421) haben auf die primitiven Charaktere dieser Formen, besonders von *Campodea* aufmerksam gemacht.

ausgebildet haben möchte, und die allgemeine Aehnlichkeit einer Raupe mit *Peripatus* sowie ihre Ausrüstung mit postthorakalen Anhängen (den Afterfüssen) sind Thatsachen, welche diese Ansicht von der Entstehung der Raupenform zu unterstützen scheinen.

Die beiden dunkelsten Punkte, die in der Insectenmetamorphose noch der Aufklärung harren, sind 1) die Entstehung des ruhenden Puppenstadiums und 2) der häufige Unterschied im Bau der Mundtheile zwischen der Larve und dem fertigen Thier.

Beide Fragen lassen sich am besten zusammen besprechen, und mehrere werthvolle Bemerkungen darüber sind bei Lubbock (No. 420) zu finden.

Aus den bereits angedeuteten Gründen kann man es als ausgemacht hinstellen, dass die Insectengruppen ohne Puppenstadium und mit einer der ausgewachsenen Form sehr ähnlich organisirten Larve älter sind als die gegenwärtigen holometabolischen Gruppen. Der Ausgangspunkt für die Metamorphose der letzteren wäre also in einer ungefähr den Orthopteren ähnlichen Form zu suchen. Nehmen wir nun an, dass es für eine Species vortheilhaft würde, wenn sich ihre Larve etwas anders ernährte als das ausgewachsene Thier, so müsste sich bald ein gewisser Gegensatz in der Bildung ihrer Mundtheile bemerkbar machen, und da eine Zwischenform der Mundtheile wahrscheinlich nachtheilig wäre, so ergäbe sich von selbst die Tendenz, den Uebergang von der Larven- in die fertige Form der Mundtheile in eine einzige Umwandlung zusammenzudrängen. Jede gewöhnliche Umwandlung ist schon von einer kurzen Ruheperiode begleitet, die sich nun natürlich bei der wichtigen Umwandlung, in welcher die Umgestaltung der Mundtheile vor sich geht, entsprechend verlängern würde. Auf diese Weise käme ein rudimentäres Puppenstadium zu stande. Ist dies Verhalten einmal eingeleitet, so kann es leicht mit der Zeit zu einem noch wichtigeren Factor in der Metamorphose werden. Sowie sich Larve und Imago immer mehr von einander entfernen, so muss im Puppenstadium eine immer tiefer greifende Veränderung durchgeführt werden. So wird es wahrscheinlich für die Species von Vortheil sein, wenn die Larve noch nicht mit rudimentären und functionslosen Flügeln ausgerüstet ist; es wird also die Ausbildung der Flügel als äussere Organe auf das Puppenstadium verschoben werden. Und Aehnliches möchte wohl auch für die meisten andern Organe gelten.

Die Insecten machen ihr Puppenstadium in kalten Klimaten in der Regel während des Winters, in den Tropen dagegen während der trockenen Jahreszeit durch, so dass also dieses Stadium augenscheinlich zugleich zum Schutze für die Species während der für sie ungünstigen Jahreszeit dient. Diese Thatsache erklärt sich leicht durch die Annahme, dass sich eben das Puppenstadium secundär der Aufgabe angepasst hat, im Haushalt der Species eine ganz andere Rolle zu spielen, als die war, der es seinen Ursprung verdankte.

Heterogamie. Die Fälle von Generationswechsel bei den Insecten gehören alle zu der Gruppe, welche in der Einleitung als

Heterogamie bezeichnet wurde. Diese Erscheinung ist bei den Insecten durch das Vorkommen der Parthenogenesis möglich gemacht worden, welche, wie wir schon in der Einleitung dargelegt haben, von der natürlichen Zuchtwahl gleichsam ausgebeutet wurde und zur Entstehung von Generationen parthenogenetischer Formen geführt hat, wodurch offenbar eine Ersparniss in der Fortpflanzung erzielt wird. Parthenogenesis ohne Heterogamie kommt bei sehr vielen Formen vor. Bei Bienen, Wespen und einer Blattwespe *(Nematus ventricosus)* gehen aus den unbefruchteten Eiern Männchen hervor. Bei zwei Lepidopterengattungen dagegen *(Psyche* und *Solenobia)* werden die unbefruchteten Eier vorzugsweise, wenn nicht ausschliesslich, zu Weibchen. In keiner der genannten Gruppen findet sich Heterogamie, aber bei *Psyche* und *Solenobia* sind Männchen nur gelegentlich anzutreffen, so dass also auf eine Reihe von Generationen, in denen aus unbefruchteten Eiern Weibchen erzeugt werden, eine Generation zu folgen scheint, welche aus unbefruchteten Eiern Junge beiderlei Geschlechts hervorgehen lässt. Es wäre interessant, zu wissen, ob das unbefruchtete Weibchen nicht nach einer gewissen Zahl von Generationen sowohl Männchen als Weibchen erzeugt — ein Verhalten, das nach analogen Vorkommnissen wohl erwartet werden dürfte. In den Fällen von wahrer Heterogamie ist die Parthenogenesis auf bestimmte Generationen beschränkt worden, die sich durch verschiedene Charaktere von den auf geschlechtlichem Wege sich vermehrenden Generationen unterscheiden. Im allgemeinen herrschen die parthenogenetischen Generationen während der Jahreszeit vor, wo reichliche Nahrung vorhanden ist, während die geschlechtlichen Generationen in bestimmten Intervallen auftreten, die häufig secundär von der Jahreszeit, der Nahrungszufuhr u. dgl. abhängen.

Ein sehr einfacher Fall dieser Art kommt, wenn wir den neueren Untersuchungen von LICHTENSTEIN [1]) Vertrauen schenken dürfen, bei gewissen Gallwespen *(Cynipidae)* vor. Er fand, dass das Weibchen einer als *Spathegaster baccarum* bekannten Form, von der Männchen und Weibchen in Menge vorkommen, auf gewissen Blättern charakteristische Gallen erzeugt, in welche es die befruchteten Eier ablegt. Aus diesen Gallen geht eine geflügelte und offenbar ausgewachsene Form hervor, die aber kein *Spathegaster* ist, sondern eine zu einer andern Gattung gehörige Art darstellt, welche man *Neuroterus ventricularis* genannt hat. Von dieser finden sich aber nur weibliche Individuen, die unbefruchtete Eier in eigenthümliche Gallen legen, woraus sich wieder *Spathegaster baccarum* entwickelt. Hier haben wir also einen Fall wahrer Heterogamie vor uns, indem die parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen von denen differenzirt sind, welche sich geschlechtlich vermehren. Ein anderer interessanter Typus von Heterogamie ist schon längst von den Aphiden bekannt. Hier werden von den Weibchen im Herbst befruchtete Eier abgelegt, aus denen im nächsten Frühjahr andere Weibchen hervorgehen, die

[1] *Petites Nouvelles Entomologiques*, Mai 1878.

sich parthenogenetisch und vivipar vermehren. Die viviparen Weibchen unterscheiden sich stets von den ersteren Weibchen, die befruchtete Eier legen. Vor allem sind natürlich die Geschlechtsorgane anders gebaut und die Eier der viviparen Weibchen sind viel kleiner als die der oviparen, wie dies in der Regel bei nahe verwandten vivi- und oviparen Formen der Fall ist; ausserdem aber sind die ersteren meistens flügellos, die letzteren geflügelt. Manchmal jedoch kann auch das Umgekehrte vorkommen. Es kann nun eine unbegrenzte Zahl von Generationen viviparer Weibchen aufeinanderfolgen, wenn man sie künstlich mit Wärme und Nahrung versieht; im natürlichen Lauf der Dinge aber erzeugen die viviparen Weibchen im Herbst Männchen und Weibchen, welche letztere dann Eier mit harten Schalen ablegen und dadurch die Fortdauer der Art über den Winter sichern. Die Heterogamie der nahverwandten Coccidae ist thatsächlich von derselben Art. Bei *Chermes* und *Phylloxera* legen die parthenogenetischen Generationen ihre Eier wie gewöhnlich ab.

Die vollständige Geschichte von *Phylloxera quercus* wurde von Balbiani (No. 401) untersucht. Während des Sommers legen die flügellosen Weibchen Eier, die sich parthenogenetisch abermals zu flügellosen Weibchen entwickeln, und so geht die Fortpflanzung längere Zeit fort. Im Herbst jedoch entstehen aus den abgelegten Eiern theils geflügelte, theils flügellose Formen. Von diesen legen die einen kleine, die andern grosse Eier, aus welchen sich dann jeweils sehr kleine Männchen und Weibchen ohne Verdauungsorgane entwickeln. Die von diesen Formen abgelegten befruchteten Eier liefern wahrscheinlich wieder parthenogenetische Weibchen.

Einen merkwürdigen Fall von Heterogamie verbunden mit Paedogenesis entdeckte Wagner bei gewissen Arten von *Cecidomyia (Miastor)*, einer Dipterengattung. Das Weibchen legt wenige Eier in Baumrinde u. s. w. ab. Diese entwickeln sich im Winter zu Larven, in denen bald Eierstöcke zur Ausbildung kommen. Die Eier gelangen von da in die Leibeshöhle, von ihren Follikeln umgeben, auf deren Kosten sie sich vergrössern. Bald beginnen sie eine eigentliche Entwicklung durchzumachen, die Larven bleiben aber nach dem Auskriechen noch einige Zeit in der Leibeshöhle der Mutter und nähren sich von ihren Eingeweiden. Schliesslich verlassen sie die leere Haut der Mutter und erzeugen dann auf gleiche Weise eine neue Larvengeneration. Nach mehrfacher Wiederholung dieses Vorgangs machen die Larven im folgenden Sommer eine Metamorphose durch und entwickeln sich zur geschlechtlichen Form.

Ein anderer Fall von Paedogenesis kommt bei den Larven von *Chironomus* vor, welche, wie Grimm (No. 413) gezeigt hat, Eier legen, die sich ganz wie befruchtete Eier zu Larven entwickeln.

LITERATUR.

401 M. Balbiani. „Observations s. la reproduction d. Phylloxera du Chêne." *Ann. Scien. Nat.*, 5. Sér., Vol. XIX. 1874.

402) E. Bessels. „Studien über d. Entwicklung d. Sexualdrüsen bei den Lepidopteren.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XVII. 1867.

403) Alex. Brandt. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Libellulida u. Hemiptera, mit besonderer Berücksichtigung d. Embryonalhüllen derselben.“ *Mém. Acad. Pétersbourg*, Sér. VII, Vol. XIII. 1869.

404) Alex. Brandt. *Ueber das Ei u. seine Bildungsstätte.* Leipzig, 1878.

405) O. Bütschli. „Zur Entwicklungsgeschichte d. Biene.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XX. 1870.

406) H. Dewitz. „Bau u. Entwicklung d. Stachels, etc.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Voll. XXV. und XXVIII. 1875 und 1877.

407) H. Dewitz. „Beiträge zur Kenntniss d. Postembryonalentwicklung d. Gliedmaassen bei den Insecten.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXX. Supplement. 1878.

408) A. Dohrn. „Notizen zur Kenntniss d. Insectenentwicklung.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVI. 1876.

409) M. Fabre. „L'hypermétamorphose et les mœurs des Méloïdes.“ *Ann. Scien. Nat.*, Sér. IV, Vol. VII. 1857.

410) Ganin. „Beiträge zur Erkenntniss d. Entwicklungsgeschichte d. Insecten.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XIX. 1869.

411) V. Graber. *Die Insecten.* München, 1877.

412) V. Graber. „Vorläuf. Ergebn. über vergl. Embryologie d. Insecten.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XV. 1878.

413) O. v. Grimm. „Ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomus-Art u. deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei.“ *Mém. Acad. Pétersbourg.* 1870.

414) B. Hatschek. „Beiträge zur Entwicklung d. Lepidopteren.“ *Jenaische Zeitschrift*, Bd. XI.

415) A. Kölliker. „Observationes de primâ insectorum genese, etc.“ *Ann. Scien. Nat.*, Vol. XX. 1843.

416) A. Kowalevsky. „Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden.“ *Mém. Acad. imp. Pétersbourg*, Sér. VII, Vol. XVI. 1871.

417) C. Kraepelin. „Untersuchungen über d. Bau, Mechanismus u. d. Entwicklung des Stachels d. bienenartigen Thiere.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIII. 1873.

418) C. Kupffer. „Faltenblatt an d. Embryonen d. Gattung Chironomus.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. II. 1866.

419) R. Leuckart. *Zur Kenntniss d. Generationswechsels u. d. Parthenogenese bei d. Insecten.* Frankfurt, 1858.

420) Lubbock. *Origin and Metamorphosis of Insects.* 1874.

421) Lubbock. *Monograph on Collembola and Thysanura.* Ray Society, 1873.

422) Melnikow. „Beiträge zur Embryonalentwicklung d. Insecten.“ *Archiv f. Naturgeschichte*, Bd. XXXV. 1869.

423) E. Metschnikoff. „Embryologische Studien an Insecten.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XVI. 1866.

424) P. Mayer. „Ontogenie und Phylogenie d. Insecten.“ *Jenaische Zeitschrift*, Vol. X. 1876.

425) Fritz Müller. „Beiträge zur Kenntniss d. Termiten.“ *Jenaische Zeitschrift*, Vol. IX. 1875.

426) A. S. Packard. „Embryological Studies on Diplex, Perithemis and the Thysanurous genus Isotoma.“ *Mem. Peabody Acad. Science*, I, 2. 1871.

427) Suckow. „Geschlechtsorgane d. Insecten.“ *Heusinger's Zeitschr. f. organ. Physik*, Bd. II. 1828.

428) Tichomiroff. „Ueber die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms.“ *Zoologischer Anzeiger*, II. Jahrg., No. 20 (Vorläuf. Notiz).

429) Aug. Weismann. „Zur Embryologie d. Insecten.“ *Archiv f. Anat. u. Phys.* 1864.

430) Aug. Weismann. „Entwicklung d. Dipteren.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIII. und XIV. Leipzig, 1863—64.

431) Aug. Weismann. „Die Metamorphose d. Corethra plumicornis.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XVI. 1866.

432) N. Wagner. „Beitrag zur Lehre v. d. Fortpflanzung d. Insectenlarven." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIII. 1860.

433) Zaddach. *Untersuchungen über d. Bau u. d. Entwicklung d. Gliederthiere.* Berlin, 1854.

ARACHNIDA[1].

Verschiedene Abtheilungen dieser interessanten Gruppe sind auf ihre Entwicklung untersucht worden; es wird sich daher empfehlen, zuerst die besonderen Verhältnisse jeder dieser Abtheilungen zu schildern und dann in einem eigenen Abschnitt die Entwicklung der Organe für die ganze Gruppe zu besprechen.

Scorpionidae. Die Embryonalentwicklung findet stets noch innerhalb des mütterlichen Körpers statt. Bei *Buthus* geht dieselbe in follikelartigen Vorragungen der Eierstockswandung vor sich. Auch bei *Scorpio* beginnt die Entwicklung, während das Ei noch im Follikel steckt, aber wenn der Körper sich zu segmentiren anfängt, so tritt der Embryo in den Eileiter ein. Die wichtigsten Aufschlüsse über die Entwicklung der Scorpioniden stammen von Metschnikoff (No. 434).

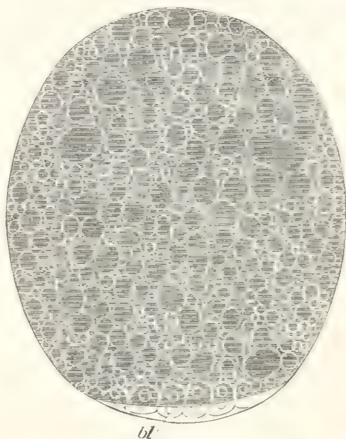


Fig. 193. Ei von *Scorpio* mit dem bereits gebildeten Blastoderm, das die partielle Furchung zeigt. (Nach Metschnikoff.)
bl. Blastoderm.

An dem dem Eileiter gerade entgegensehenden Pol des Eies bildet sich eine Keimscheibe, welche eine partielle Furchung durchmacht (Fig. 193, *bl*). Dadurch entsteht ein flach schüsselförmiges einschichtiges Blastoderm, das sich in der Mitte bald verdickt und in zwei Schichten spaltet. Die äussere ist das Epiblast, die innere das Mesoblast. Unterhalb des letzteren erscheinen nachher körnige Zellen, welche die Anlage des Hypoblasts darstellen[2].

[1]) Die Arachniden zerfallen in folgende Unterabtheilungen:

I. Arthrogastra.
- Scorpionidae.
- Pedipalpi.
- Pseudoscorpionidae.
- Solifugae.
- Phalangidae.

II. Araneina.
- Tetrapneumones.
- Dipneumones.

III. Acarina.

[2]) Der Ursprung der Hypoblastzellen, wenn dies überhaupt solche sind, ist noch unklar. Metschnikoff leitet sie vermuthungsweise von den Blastodermzellen ab; nach meinen Untersuchungen an Spinnen neige ich jedoch mehr zu der Ansicht, dass sie im Dotter entstehen.

Während der Bildung des Blastoderms entwickelt sich rings um den Embryo eine zellige Hülle. Ihr Ursprung ist noch zweifelhaft, obgleich sie METSCHNIKOFF als wahrscheinlich vom Blastoderm abstammend und dem Amnion der Insecten homolog betrachtet. In den späteren Stadien wird sie doppelt (Fig. 195).

Während sich die drei Keimblätter differenzirten, ist die Keimscheibe ungefähr birnförmig mit nach hinten sehendem spitzigem Ende geworden. An diesem Ende erscheint eine besondere Verdickung, welche vielleicht dem Primitivhügel der Spinnen entspricht. Die Keimscheibe breitet sich nun zwar mit der Zeit über den ganzen Dotter aus, aber das ursprüngliche birnförmige Feld bleibt dicker als das Uebrige und grenzt sich vorn und hinten durch eine seichte Furche ab. Damit stellt sie ein Gebilde dar, welches der Bauchplatte der andern Tracheaten entspricht. Bald erhält sie eine seichte Längsfurche (Fig. 194 *A*), die später weniger deutlich hervortritt. Dann wird sie durch zwei Querlinien in drei Abschnitte zerlegt[1]).

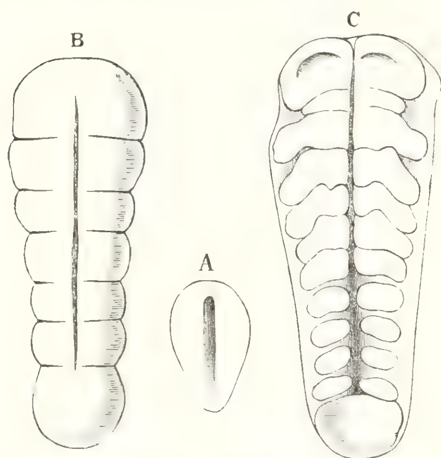


Fig. 194. Drei Oberflächenansichten der Bauchplatte eines Scorpionembryos. (Nach METSCHNIKOFF.)
A. Vor der Segmentirung.
B. Nach der Bildung von fünf Segmenten.
C. Nachdem die Gliedmaassen sich zu bilden begonnen haben.

In den folgenden Stadien prägt sich der vordere von den drei Abschnitten deutlich als Scheitellappen aus und wird bald etwas breiter. Neue Segmente treten von vorn nach hinten dazu und die ganze Bauchplatte nimmt rasch an Länge zu (Fig. 194 *B*).

Sobald zehn Segmente angelegt sind, erscheinen an den neun hinteren die Gliedmaassen als paarige Auswüchse (Fig. 194 *C*). Das zweite Segment trägt die Pedipalpen, die vier nächsten die Gangbeine und die vier hintersten kleinere provisorische Anhänge, welche später verschwinden, vielleicht mit Ausnahme des zweiten. Das vorderste, unmittelbar hinter den

[1] Das eigentliche Schicksal der drei ersten Segmente ist von METSCHNIKOFF etwas im Dunkel gelassen worden. Er nimmt jedoch an, dass das vorderste Segment die Scheitellappen, das hintere wahrscheinlich das Telson und die fünf anstossenden Schwanzsegmente und das mittlere den übrigen Körper bilde. Diese Ansicht scheint mir aber kaum zulässig zu sein, da nach Analogie der Spinnen und anderer Arthropoden die neuen Somiten vermöge einer fortdauernden Segmentirung des hintersten Abschnitts entstehen müssten.

Scheitellappen folgende Segment ist sehr klein und entbehrt bis dahin noch jeder Spur der Cheliceren, die nachher daran entspringen. Es scheint sich auch nach METSCHNIKOFF's Abbildungen später zu entwickeln als die übrigen auf diesem Stadium vorhandenen postoralen Segmente. Der noch unsegmentirte Schwanzabschnitt ist sehr ansehnlich geworden und bildet mit dem eigentlichen Körper einen Winkel von 180°, indem er gegen dessen Bauchfläche eingeschlagen ist.

Um die Zeit, wo zwölf Segmente bestimmt angelegt sind, erscheint die Scheitelregion deutlich zweilappig und in der medianen Grube, welche sich längs derselben erstreckt, ist das Stomodaeum entstanden (Fig. 196 *A*). Die Cheliceren *(ch)* treten als kleine Rudimente am ersten postoralen Segment auf und die Nervenstränge sind bereits erkennbar differenzirt und mit Ganglien versehen. Im Embryonalzustand kommt noch je ein Ganglion auf jedes Segment. Dasjenige des ersten Segments (das die Cheliceren trägt) ist sehr klein, aber unzweifelhaft postoral gelegen.

Auf diesem Stadium wird der Dotter durch einen Wachsthumsvorgang, an dem alle drei Keimblätter theilnehmen, vollständig vom Blastoderm umschlossen. Es ist eine beachtenswerthe Thatsache, wofür sich nur wenige Parallelen und zwar nur unter den Arthropoden finden, dass der Blastoporus oder die Stelle, wo die Embryonalhäute bei der Umwachsung des Dotters zusammentreffen, auf der Rückenfläche des Embryos liegt.

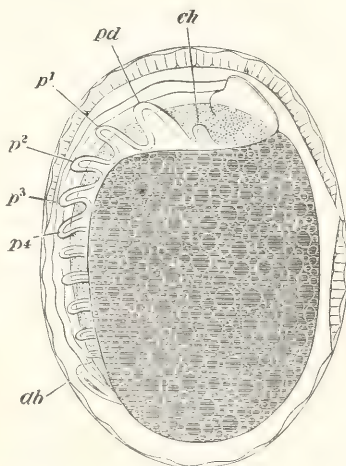


Fig. 195. Ein etwas vorgeschrittener Embryo von *Scorpio*, in seine Membranen eingehullt. (Nach METSCHNIKOFF.) *ch*. Cheliceren; *pd*. Pedipalpen; p^1 - p^4. Gangbeine; *ab*. Postabdomen (Schwanz).

Die allgemeinen Verhältnisse des Embryos in diesem Stadium sind aus Fig. 195 zu ersehen, wo derselbe in seine doppelte zellige Membran eingeschlossen von der Seite dargestellt ist. Er ist ungefähr gleichen Alters mit dem, welcher in Fig. 196 *A* von der Bauchfläche sichtbar ist.

Die allgemeinen Züge der folgenden Veränderungen lassen sich leicht aus Fig. 196 *B* und *C* erkennen, so dass wir nur noch wenige Punkte hervorzuheben brauchen.

Eine Oberlippe (Labrum) entsteht als unpaariges Organ in der Mitte hinter den Scheitellappen. Die Pedipalpen werden scheerenförmig, bevor sie sich gliedern, und ebenso erlangen die Cheliceren schon früh ihre charakteristische Gestalt. Auf den fünf Segmenten hinter den Gangbeinen kommen rudimentäre Gliedmaassen zum Vorschein, von denen in Fig. 195 bereits fünf deutlich zu sehen sind;

sie persistiren aber nur auf dem zweiten Segment, wo sie die kammförmigen Organe oder Pectines zu bilden scheinen. Das letzte Abdominalsegment, d. h. das dem Schwanz zunächst gelegene, entbehrt der provisorischen Anhänge. Der embryonale Schwanz zerfällt in sechs Segmente mit Einschluss des Telsons (Fig. 196 *C*, *ab*). Die Lungen *(st)* entstehen aus paarigen Einstülpungen, deren Wandungen sich später einfalten, auf den vier letzten Segmenten, welche noch rudimentäre Gliedmaassen tragen, und zwar gleichzeitig mit dem Verschwinden der letzteren.

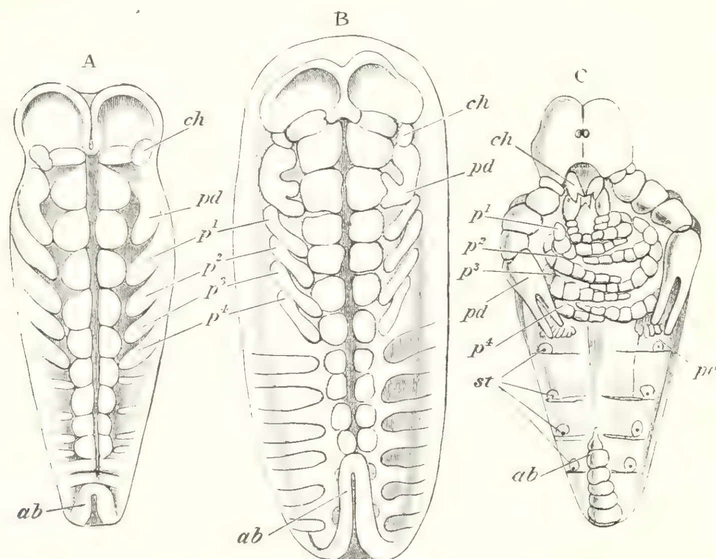


Fig. 196. Drei Entwicklungsstadien von *Scorpio*. Die Embryonen sind so dargestellt, als ob sie auf einer Ebene ausgebreitet wären. (Nach METSCHNIKOFF.)

ch. Cheliceren; *pd*. Pedipalpen; p^1—p^4. Gangbeine; *pe*. Pecten; *st*. Stigmata; *ab*. Postabdomen (Schwanz).

Pseudoscorpionidae. Die Entwicklung von *Chelifer* wurde gleichfalls von METSCHNIKOFF (No. 436) untersucht; und obgleich man erwarten möchte, dass diese Form (abgesehen von ihrer Ausrüstung mit Tracheen statt mit Lungensäcken) nahe mit *Scorpio* verwandt sei, so weicht sie doch in ihrer Entwicklung auffallend davon ab.

Die Eier werden nach ihrer Ablage vom Weibchen an das erste Abdominalsegment befestigt und herumgetragen. Die Furchung (siehe S. 108) hält die Mitte zwischen dem Typus der vollständigen und der oberflächlichen Furchung. Das hauptsächlich aus Nahrungsdotter bestehende Ei theilt sich in zwei, vier und acht gleiche Segmente (Fig. 197 *A*). Dann treten auf der Oberfläche derselben je ein oder mehrere helle Segmente auf und schliesslich bildet sich daraus eine vollständige Zellschicht rings um die centralen Dotterkugeln (Fig. 197 *B*), welche

sich dann zu einer einzigen Centralmasse vereinigen. Die oberflächlichen Zellen können wir bereits als Blastoderm bezeichnen, das sich bald in zwei Schichten spaltet (Fig. 197 *C*). Nun kommt erst ein Gliedmaassen-

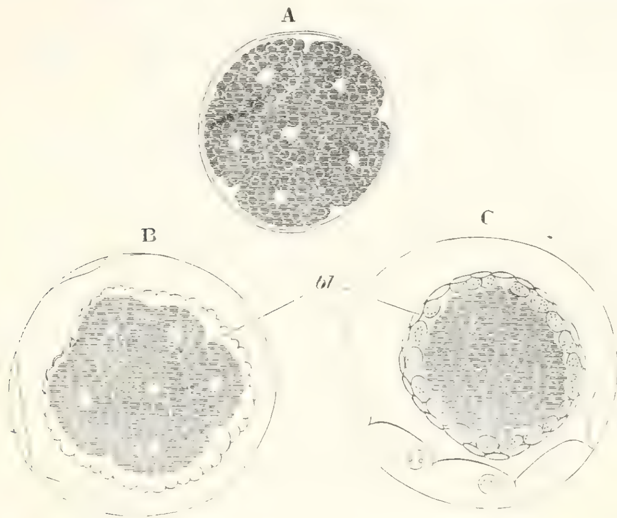


Fig. 197. Furchung und Blastodermbildung bei *Chelifer*. (Nach METSCHNIKOFF.)
In *A* ist das Ei in eine Anzahl gesonderter Segmente zerfallen. In *B* ist eine Menge kleiner Zellen (*bl*) aufgetreten, welche ein die grossen Dotterkugeln umhüllendes Blastoderm darstellen. In *C* hat sich das Blastoderm in zwei Blätter gespalten.

paar (die Pedipalpen) zum Vorschein (Fig. 198 *A*, *pd*), während zu gleicher Zeit das Vorderende des Embryos in eine merkwürdige rüsselförmige Vorragung auswächst – eine vorübergehende Oberlippe (in der Abbildung wird sie vom Pedipalpus verdeckt), und das Abdomen *(ab)* sich vorwärts gegen die Bauchfläche krümmt. In diesem noch sehr rudimentären Zustand kriecht die Larve aus, nachdem sie eine Häutung durchgemacht hat, bleibt aber immer noch an der Mutter befestigt. Sie wächst nun sehr rasch und erfüllt sich mit einem eigenthümlichen durchsichtigen Material. Das erste Ganglienpaar entsteht hinter den Pedipalpen und darauf kommen die drei übrigen Paare hervor, während zu gleicher Zeit die Cheliceren als kleine Rudimente am Vorderende erscheinen. Aeussere Anzeichen der Gliederung sind noch nicht zu sehen, aber bereits bildet sich das Nervensystem. Die oberen Schlundganglien sind ganz besonders deutlich und mit einer centralen Höhlung versehen, indem sie wahrscheinlich wie bei anderen Arachniden durch Einstülpung der äusseren Haut entstanden sind. In den folgenden Stadien (Fig. 198 *B*) treten hinter den Gangbeinen vier Paare provisorischer Gliedmaassen auf (als kleine Vorragungen bei *ab* dargestellt). Das Abdomen ist nach vorn gekrümmt, so dass es beinah die Pedipalpen erreicht. In den späteren Stadien (Fig. 198 *C*) entwickelt sich allmählich die fertige Form. Die enorme

Oberlippe bleibt noch einige Zeit, verkümmert aber später und wird von einem normalen Labrum ersetzt. Die Gliedmaassen hinter den Gangbeinen atrophiren und der Schwanz krümmt sich allmählich in seine gewöhnliche Lage zurück. Die Gliederung und das fortschreitende Wachsthum der Gliedmaassen braucht nicht näher beschrieben zu werden und die Bildung der Organe stimmt, soviel bekannt ist, mit derjenigen anderer Typen überein.

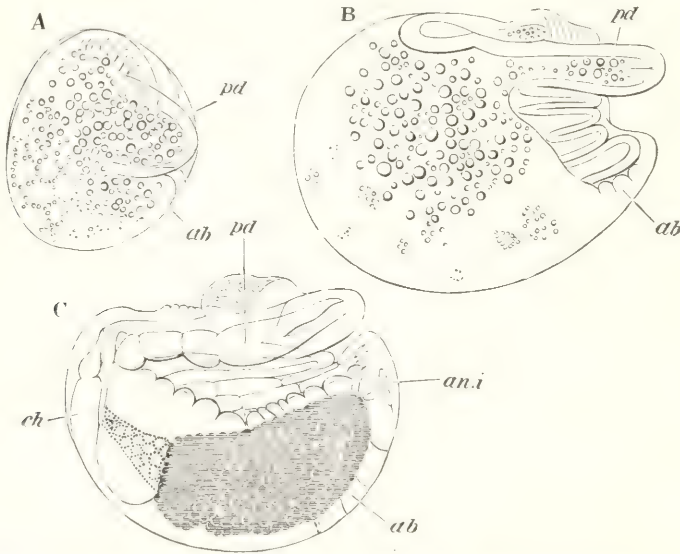


Fig. 198. Drei Entwicklungsstadien von *Chelifer*. (Nach Metschnikoff.) *pd.* Pedipalpen; *ab.* Abdomen; *an.i.* Aftereinstülpung; *ch.* Cheliceren.

Die Furchung von *Chthonius* gleicht offenbar der von *Chelifer* (Stecker, No. 437).

Phalangidae. Unsere Kenntniss von der Entwicklung von *Phalangium* beschränkt sich leider auf die späteren Stadien (Balbiani, No. 438); diese aber scheinen nicht erheblich von den entsprechenden der eigentlichen Spinnen abzuweichen.

Araneina. Die Eier der wahren Spinnen werden entweder in besonders für dieselben gebaute Nester abgelegt oder vom Weibchen herumgetragen. Claparède (No. 442), Balbiani (439), Barrois (441) und ich (440) haben Arten aus einer beträchtlichen Zahl von Gattungen, nämlich *Pholcus*, *Epeira*, *Lycosa*, *Clubione*, *Tegenaria* und *Agelena* auf ihre Entwicklung untersucht und die grosse Aehnlichkeit zwischen ihren Embryonen lässt kaum bezweifeln, dass in der ganzen Gruppe keine grossen Verschiedenheiten in der Entwicklung vorkommen.

Das Ei wird von einer zarten Dotterhaut umhüllt, welche ihrerseits in ein von den Wänden des Eileiters ausgeschiedenes Chorion eingeschlossen ist. Das Chorion wird von zahlreichen rundlichen Vorragungen bedeckt und zeigt manchmal ein Muster, das genau den Grenzen der Zellen entspricht, welche dasselbe gebildet haben. Die Furchung ist schon oben S. 112 ff. ausführlich beschrieben worden. Nach ihrem Abschluss findet sich ein hüllenartiges Blastoderm, das aus einer einzigen Schicht grosser abgeplatteter Zellen besteht. Der Dotter im Innern desselben setzt sich aus einer Anzahl grosser vieleckiger Segmente zusammen, jedes besteht aus grossen Dotterkügelchen und enthält einen Kern mit einer denselben umgebenden Protoplasmaschicht, welche sich in sternförmige, die Dotterkügelchen zusammenhaltende Fortsätze verlängert. Der Kern, von der Hauptmasse des in jeder Dotterzelle enthaltenen Protoplasmas umhüllt, scheint in der Regel nicht im Centrum, sondern auf der einen Seite des Dottersegments zu liegen.

Die weitere Beschreibung der Entwicklung der Spinnen bezieht sich vorzugsweise auf *Agelena labyrinthica*, diejenige Art, welche den Gegenstand meiner eigenen Untersuchungen bildete.

Die erste Differenzirung des Blastoderms besteht darin, dass die Zellen von nahezu der einen Halbkugel etwas mehr säulenförmig werden als die der andern und dass die Zellen eines kleinen Gebietes nahe dem einen Ende der verdickten Halbkugel noch ausgeprägter diese Form zeigen als die andern Partien und sich in zwei Schichten ordnen. Dieses Gebiet stellt eine Vorragung auf der Oberfläche des Eies dar, welche von Claparède entdeckt und von ihm als **Primitivhügel** bezeichnet wurde. Im nächsten Stadium werden die Zellen der verdickten Halbkugel des Blastoderms noch stärker säulenförmig und es kommt ein zweiter eigenthümlicher Bezirk zum Vorschein, welcher anfänglich durch einen weisslichen Streifen mit dem Hügel zusammenhängt und in welchem das Blastoderm gleichfalls mehr als eine Zellschicht zeigt (Fig. 199). Es verdient aber hervorgehoben zu werden, dass das Blastoderm, obwohl es in einem Theil der Ventralfläche die Dicke von mehr als einer Zelle hat, doch nicht in einzelne Schichten zerfallen ist. Der zweite Bezirk erscheint als ein weisser Fleck und tritt bald deutlicher hervor, während der vom Hügel zu ihm herüberreichende Streifen nicht mehr sichtbar ist. Er zeigt sich in Fig. 200 *A*

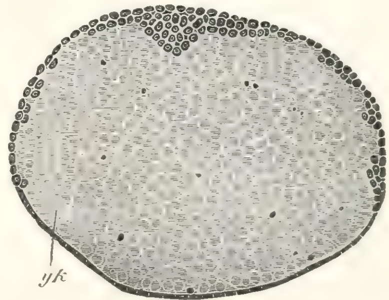


Fig. 199. Querschnitt durch den Embryo von *Agelena labyrinthica*.
Der Schnitt gehört einem Embryo von gleichem Alter wie der in Fig. 200 *A* an: die Bauchplatte sieht nach oben. In dieser erkennt man eine keilförmige Verdickung, welche die Hauptmasse des Mesoblasts liefert.
yk. Dotter, in grosse polygonale Zellen zerfallen, die nur zum Theil mit Kernen dargestellt sind.

von der Oberfläche. Obgleich meine Beobachtungen über dieses Stadium nicht ganz genügend sind, so halte ich es doch für wahrscheinlich, dass sich ein verdickter Längswulst des Blastoderms vom Primitivhügel bis zu dem grossen weissen Fleck erstreckt. Der in Fig. 199 dargestellte Schnitt, der, wie ich glaube, etwas schief geführt ist, hat diesen Wulst an seiner am stärksten vorspringenden Stelle getroffen.

Die Kerne der Dotterzellen vermehren sich während dieser Stadien sehr rasch und es entstehen so im Dotter neue Zellen, welche sich dem Blastoderm anfügen; jedoch beruht die Zunahme der Blastodermzellen ohne Zweifel hauptsächlich auf der Theilung der ursprünglichen Elemente des Blastoderms.

Im nächsten Stadium konnte ich statt der bisherigen verdickten Blastodermhalbkugel bereits eine wohlentwickelte Bauchplatte mit einem Scheitellappen vorn, einem Schwanzlappen hinten und einer mittleren Region erkennen, die sich durch drei, eine Theilung in Segmente andeutende Querfurchen auszeichnete. Diese Platte ist durchweg zwei oder mehr Zellreihen dick und ihre Zellen sind in zwei deutlich gesonderte Schichten zerfallen, eine oberflächliche Schicht von säulenförmigen Epiblastzellen und eine tiefere Schicht von Mesoblastzellen (Fig. 203 *A*). In der letzteren beobachtet man mehrere sehr grosse Zellen, die im Begriff sind, aus dem Dotter in das Blastoderm überzugehen. Um die im vorigen Stadium sichtbaren Gebilde mit den eben beschriebenen zu identificiren, ist man allerdings in hohem Grade auf blosse Vermuthungen angewiesen; soviel scheint mir aber ziemlich sicher, dass der Primitivhügel immer noch in Gestalt einer schwachen, bei der Ansicht von der Fläche am Schwanzlappen wahrnehmbaren Vorragung vorhanden ist und dass der andere verdickte Fleck als Scheitellappen persistirt. Wie dem auch sei, jedenfalls scheint der Primitivhügel nichts anderes zu bedeuten, als dass er eben den Theil des Blastoderms bezeichnet, wo sich zuerst zwei Zellreihen über einander ausbilden [1]).

Das ganze übrige Blastoderm mit Ausnahme der Bauchplatte besteht aus einer einzigen Reihe abgeplatteter Epiblastzellen. Der Dotter behält seine bisherige Beschaffenheit.

In diesem Stadium sind Epi- und Mesoblast schon deutlich differenzirt, während das Homologon des Hypoblasts in den Dotterzellen zu suchen ist. Dieselben sind jedoch nicht durchaus nur dieser Schicht zuzurechnen, indem sie während des grössten Theils der Entwicklung fortfahren, immer neue Zellen abzugeben, welche sich dem Mesoblast anschliessen.

Das Blastoderm der Spinne gleicht nun dem eines Insects (vom Amnion natürlich abgesehen) nach der Entstehung des Mesoblasts, welche in der That in beiden Gruppen sehr ähnlich ist, indem die in Fig. 199 dargestellte wulstförmige longitudinale Mesoblastverdickung

[1]) Claparède und Balbiani haben verschiedene Ansichten über die Lage und Bedeutung des Primitivhügels ausgesprochen. Dieselben sind in meiner Arbeit, No. 440, näher erörtert.

wahrscheinlich der Mesoblastfurche im Blastoderm der Insecten entspricht.

Die Bauchplatte fährt sehr rasch zu wachsen fort und in einem wenig älteren Stadium (Fig. 200 *B*) finden wir bereits sechs Segmente zwischen Scheitel- und Schwanzlappen eingeschoben. Die beiden ersten (*ch* und *pd*), besonders das vorderste, sind weniger deutlich abgegrenzt als die übrigen; wahrscheinlich werden sie auch beide und jedenfalls das vordere später ausgebildet als die drei folgenden Segmente. Es sind dies die Segmente, welche später die Cheliceren und

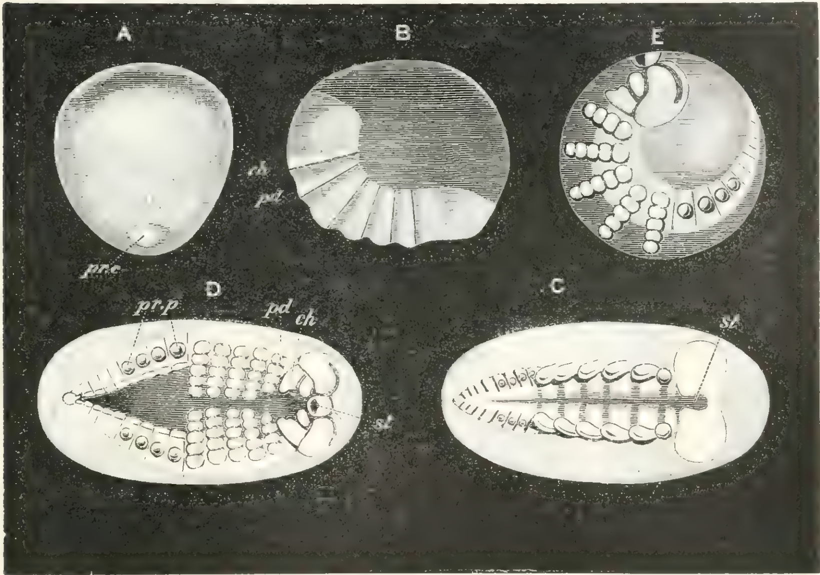


Fig. 200. Vier Entwicklungsstadien von *Agelena labyrinthica.*

A. Stadium mit noch sehr unvollkommen differenzirter Bauchplatte. *pr.c.* Primitivhügel.

B. Seitenansicht eines Eies, dessen Bauchplatte in sechs Segmente zerfallen ist. *ch.* Cheliceren-segment, erst undeutlich vom Scheitellappen getrennt; *pd.* Segment der Pedipalpen.

C. Schematisch aufgerollte Bauchplatte mit den Anlagen sämmtlicher Segmente und ihrer Anhänge. *st.* Stomodaeum zwischen den beiden praeoralen Lappen. Hinter den sechs Paaren der bleibenden Gliedmaassen sieht man noch vier Paare provisorischer Anhänge.

D und *E.* Ansichten eines Embryos vom gleichen Stadium, *D* schematisch aufgerollt, *E* von der Seite gesehen. *st.* Stomodaeum; *ch.* Cheliceren, an deren Innenseite das dazu gehörige Ganglion sichtbar wird; *pd.* Pedipalpen; *pr.p.* provisorische Anhänge.

die Pedipalpen tragen. Die vier nächsten Segmente gehören den vier Gangbeinpaaren an. Die Segmente stellen erhabene Querstreifen dar, welche durch Querfurchen getrennt werden. In diesem Stadium findet sich auch eine schwach ausgeprägte Längsfurche in der Medianlinie der Bauchplatte, welche wesentlich dadurch entstanden ist, dass sich die ursprünglich einfache Mesoblastschicht längs der ganzen Erstreckung der Bauchplatte, vielleicht mit Ausnahme der Scheitellappen, in zwei Streifen jederseits der Mittellinie getheilt hat (Fig. 203 *B*).

Die Zahl der Segmente vermehrt sich, indem fortwährend neue

Segmente zwischen dem zuletzt gebildeten und dem Schwanzlappen auftreten. Auf dem Stadium mit neun Segmenten kommen die ersten Anlagen der Gliedmaassen zum Vorschein. Die zuerst auftretenden sind die Pedipalpen und die vier Gangbeine; die Cheliceren bleiben gleich dem zugehörigen Segment in der Entwicklung zurück. Die Gliedmaassen erscheinen als kleine Vorragungen an den Rändern ihrer Segmente. Um diese Zeit ist auch die Scheitelregion zweilappig geworden und ihre beiden Lappen werden durch eine seichte Furche von einander getrennt.

Durch fortwährende Verlängerung der Bauchplatte kommt es dahin, dass diese einen nahezu vollständigen äquatorialen Ring um das Ei bildet, so dass der Scheitel- und der Schwanzlappen nur noch durch einen schmalen Raum, die noch unentwickelte Dorsalregion des Embryos, von einander getrennt sind. Dies zeigt der in Fig. 204 dargestellte Längsschnitt. In diesem Zustand kann man wohl sagen, der Embryo besitze eine dorsale Krümmung. Bis dieses Stadium erreicht ist (Fig. 200 *C*), hat sich auch die volle Zahl der Segmente und Anhänge ausgebildet. Es finden sich im ganzen sechzehn Segmente (mit Einschluss des Schwanzlappens). Die ersten sechs tragen die bleibenden Anhänge des Erwachsenen; die nächsten vier sind mit provisorischen Anhängen versehen, während die letzten sechs gar keine solchen tragen. Die übrigen Erscheinungen dieses Stadiums, welche Erwähnung verdienen, sind: 1) das Auftreten einer seichten Vertiefung (*st*) — der Anlage des Stomodaeums — zwischen den hinteren Hälften der beiden Scheitellappen, und 2) das Auftreten erhabener Stellen an der Innenseite der sechs vorderen, Gliedmaassen tragenden Segmente. Dies sind die Rudimente der Bauchganglien. Es ist insbesondere erwähnenswerth, dass das Segment der Cheliceren gleich den übrigen mit Ganglien versehen ist und dass diese Ganglien der Cheliceren durchaus von den oberen Schlundganglien getrennt sind, welche von den Scheitellappen abstammen. 3) Die zugespitzte Form des Schwanzlappens. Bei *Pholcus* (Claparède, No. 442) stellt derselbe ein vorspringendes Gebilde dar, das sich gleich dem Schwanzabschnitt des Scorpions vorwärts krümmt, so dass es der Bauchfläche des davorliegenden Körpertheils gegenüberzuliegen kommt. Bei den meisten Spinnen ist jedoch ein derartig vorspringender Schwanzlappen nicht zu finden. — Während der Embryo immer noch seine dorsale Krümmung behält, treten wichtige Veränderungen seines allgemeinen Baues ein. Die Gliedmaassen (Fig. 200 *D* und *E*) werden unvollkommen gegliedert und wachsen nach innen, so dass sie sich in der Mitte beinah begegnen. Schon im vorhergehenden Stadium war das ventrale Integument zwischen den Anlagen der Ganglien bedeutend dünner geworden und hatte auf diese Weise die Bauchplatte in zwei Hälften getheilt. Im gegenwärtigen Stadium sind die beiden Hälften der Bauchplatte noch weiter auseinandergerückt und eine breite Strecke an der Ventralseite ist nur von einer zarten Epiblastschicht bedeckt. Dies stellt Fig. 200 *D* von der Fläche und Fig. 203 *C* im Querschnitt dar.

Das Stomodaeum *(st)* ist viel ansehnlicher geworden und wird von vorne durch eine vorragende Oberlippe und von hinten durch eine weniger vortretende Unterlippe begrenzt. Die erstere wird in späteren Stadien relativ kleiner und ist vielleicht mit der provisorischen Oberlippe von *Chelifer* zu vergleichen. Jeder Scheitellappen ist nun durch eine tiefe halbkreisförmige Furche abgegrenzt.

Die nächste Entwicklungsperiode charakterisirt sich durch die allmähliche Umwandlung der dorsalen in eine ventrale Krümmung, womit sich die Gliederung des Körpers in ein Abdomen und einen Cephalothorax und die langsame Ausbildung der Verhältnisse des Erwachsenen verbindet.

Der Wechsel in der Krümmung des Embryos wird verursacht durch Verlängerung der Rückenregion, die bis dahin kaum vorhanden war. Dadurch wird der dorsal gelegene Zwischenraum zwischen Scheitel- und Schwanzlappen vergrössert und diese natürlich weiter von einander entfernt; da sich aber die Bauchplatte nicht zu gleicher Zeit verkürzt und der Embryo sich in der Eischale nicht ganz ausstrecken kann, so krümmt er sich natürlich nach der Bauchseite hin.

Wäre nur wenig Nahrungsdotter vorhanden, so würde dieser Vorgang einfach zur Folge haben, dass der ganze Embryo sich auf sich selbst zusammenbiegen und eine concave Bauchfläche bekommen müsste. Statt dessen beschränkt sich aber die Krümmung anfangs auf die beiden Streifen, welche die Bauchplatte bilden. Diese bekommen, wie in Fig. 201 *A* dargestellt ist, eine wahre ventrale Krümmung, der Dotter aber bildet eine Vorragung — eine Art

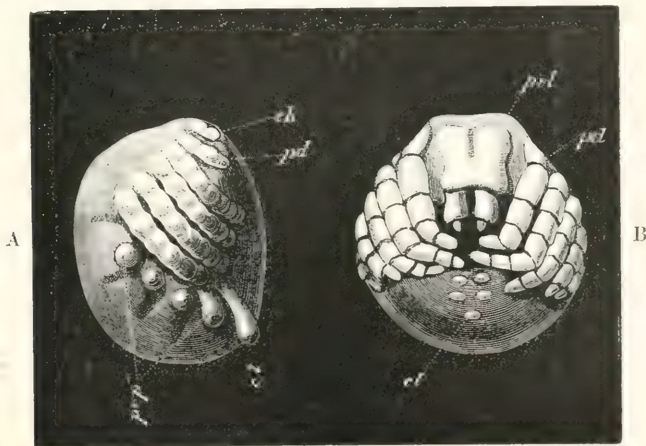


Fig. 201. Zwei spätere Entwicklungsstadien von *Agelena labyrinthica*.

A. Embryo von der Seite gesehen, mit der grossen ventralen Dottervorragung. Der Winkel, den die Ursprungslinien der bleibenden und der provisorischen Anhänge mit einander bilden, zeigt den Grad der ventralen Krümmung.

B. Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen. Das Abdomen, das noch nicht ganz seine bleibende Form erlangt hat, ist der Bauchseite des Thorax angedrückt.

pr.l. Scheitellappen; *pd.* Pedipalpen; *ch.* Cheliceren; *c.l.* Schwanzlappen; *pr.p.* provisorische Anhänge.

Dottersack, wie es Barrois (No. 441) nennt — welche das dünne Integument zwischen den beiden ventralen Streifen ausdehnt. Dieser Dottersack ist in Fig. 201 *A* von der Fläche, in Fig. 206 im Querschnitt zu sehen. Später, wenn der Dotter grösstentheils aufgebraucht ist, tritt die wahre Natur der ventralen Krümmung deutlich hervor, indem das Abdomen der jungen Spinne, so lange sie noch im Ei ist, so nach vorn umgeschlagen angetroffen wird, dass es der ventralen Fläche des Thorax anliegt (Fig. 201 *B*).

Der allgemeine Charakter der in dieser Entwicklungsperiode Platz greifenden Veränderungen ist aus Fig. 201 *A* und *B* ersichtlich, welche zwei Stadien aus derselben darstellt. Im ersten findet sich noch keine Einschnürung zwischen dem künftigen Thorax und Abdomen. Die vier Paare provisorischer Anhänge zeigen noch kein Anzeichen von Verkümmerung und der Grad der ventralen Krümmung ist aus dem Winkel zu erkennen, welchen ihre Ursprungslinie mit derjenigen der Thoraxgliedmaassen bildet. Der Dotter hat das Integument zwischen den beiden Hälften der Bauchplatte ausserordentlich ausgedehnt, wie schon daraus hervorgeht, dass die Gliedmaassen sich in einem etwas jüngeren Stadium über der ventralen Medianlinie kreuzten, während sie in dem gegenwärtigen lange nicht mehr zur Berührung kommen. Sie haben ihre volle Zahl von Gliedern erhalten und die Pedipalpen tragen am Basalglied eine schneidende Kinnlade.

Die Rückenfläche zwischen dem vorragenden Schwanzlappen und den Scheitellappen beschreibt etwas mehr als einen Halbkreis. Die Terga sind sämmtlich vorhanden und die Grenzen zwischen denselben, besonders am Abdomen, durch quere Linien angedeutet. Eine grosse Unterlippe begrenzt nun das Stomodaeum, während die Oberlippe etwas verkümmert ist. Im späteren Stadium (Fig. 201 *B*) ist der grösste Theil des Dotters in das Abdomen übergegangen, das nun ziemlich scharf vom Cephalothorax abgeschnürt ist. Die Anhänge der vier vorderen Abdominalsomiten sind verschwunden, der Schwanzlappen ist sehr klein geworden. Vor demselben liegen zwei Paar Spinnwarzen. Es hat sich eine zarte Membran ausgeschieden, die aber sehr bald wieder abgeworfen wird.

Acarina. Die Entwicklung der Acarina, welche hauptsächlich von Claparède (No. 446) untersucht wurde, ist besonders dadurch merkwürdig, dass sehr oft mehrere verschiedene Larvenformen nach successiven Häutungen aufeinanderfolgen. Die Furchung (siehe S. 111) endigt mit der Bildung eines einschichtigen Blastoderms, das eine centrale Dottermasse umschliesst.

Bald entwickelt sich eine Bauchplatte als Verdickung des Blastoderms, an welcher schon früh eine undeutliche Segmentirung sichtbar wird. Bei *Myobia*, einem Schmarotzer der Hausmaus, wird die Bauchplatte durch fünf Einschnürungen in sechs Segmente abgetheilt (Fig. 202 *A*), worauf sehr bald aus den fünf vorderen derselben paarige Gliedmaassen hervorwachsen (Fig. 202 *B*). Dies sind die Cheliceren (*ch*), die Pedi-

palpen *(pd)* und die ersten drei Gangbeinpaare $(p^1—p^3)$. Eine dorsal von den Cheliceren gelegene dicke Vorragung der Bauchplatte scheint den Scheitellappen anderer Arachniden zu entsprechen. Der hinter den fünf ersten, Gliedmaassen tragenden Segmenten folgende Körperabschnitt gliedert sich in mindestens zwei Segmente. Bei anderen Milben bilden sich dieselben Anhänge wie bei *Myobia*, aber die vorausgehende Segmentirung der Bauchplatte prägt sich nicht immer sehr deutlich aus.

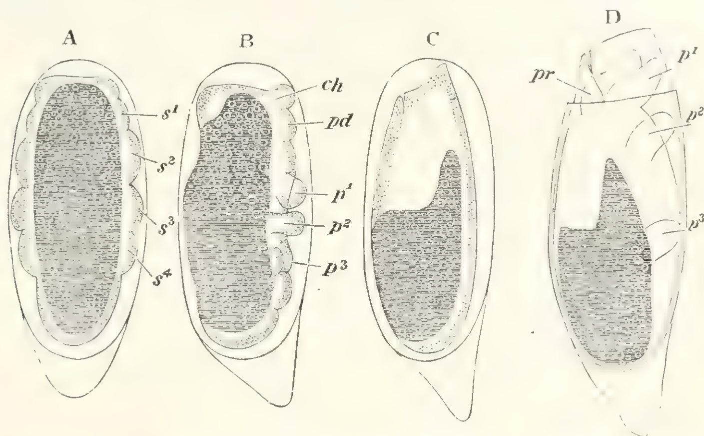


Fig. 202. Vier aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien von *Myobia musculi*. (Nach CLAPARÈDE.)
$s^1—s^4$. postorale Segmente; *ch*. Cheliceren; *pd*. Pedipalpen; *pr*. Rüssel, durch Verschmelzung der Cheliceren und Pedipalpen gebildet; p^1, p^2 etc. Gangbeine.

Bei *Myobia* finden zwei Verwandlungen statt, während der Embryo noch in der ursprünglichen Eischale steckt. Die erste derselben ist von dem augenscheinlich vollständigen Verschwinden der drei beinförmigen Anhänge und der festen Verschmelzung der beiden kieferförmigen Anhänge zu einem Rüssel begleitet (Fig. 202 *C*). Dann wachsen die Beine abermals hervor und es findet die zweite Häutung statt. Auf diese Weise wird der Embryo in drei Häute eingeschlossen, nämlich die ursprüngliche Eischale und die beiden Cuticularmembranen (Fig. 202 *D*). Nach der zweiten Häutung bekommen die Gliedmaassen ihre bleibende Form und der Embryo verlässt das Ei als sechsfüssige Larve. Das vierte Gliedmaassenpaar wird erst durch eine postembryonale Metamorphose erworben. Am Rüssel entstehen die rudimentären Palpi des zweiten Anhangspaares und zwei lange Nadeln, welche die Cheliceren repräsentiren.

Der Embryo der Käsemilbe *(Tyroglyphus)* macht zwei Häutungen durch, welche aber nicht von den eigenthümlichen, bei *Myobia* beobachteten Veränderungen begleitet sind, doch verschmelzen Cheliceren und Pedipalpen auch hier und bilden den Rüssel. Die erste Larvenform ist sechsfüssig und das letzte Anhangspaar entsteht erst bei einer späteren Häutung.

Atax Bonzi, ein Schmarotzer von *Unio*, hat eine noch complicirtere Entwicklung und Metamorphose als *Myobia*. Die erste Häutung findet schon vor der Bildung der Gliedmaassen und kurz nach der Theilung der Bauchplatte in einzelne Segmente statt. Innerhalb der von dieser Häutung stammenden Cuticularmembran sprossen die fünf vorderen Gliedmaassenpaare in gewohnter Weise hervor. Sie erreichen eine nicht unbeträchtliche Differenzirung: die Cheliceren und Pedipalpen nähern sich einander am vorderen Ende des Körpers, während die drei Gangbeine sich gliedern und mit Krallen ausgerüstet werden. Auch ein Oesophagus, ein Magen und ein Schlundnervenring kommen zur Ausbildung. Hat die Larve dieses Stadium erreicht, so spaltet sich die ursprüngliche Eischale in zwei Klappen und wird schliesslich abgeworfen, aber der Embryo bleibt noch von der bei der ersten Häutung abgegebenen Cuticularmembran umschlossen. CLAPARÈDE bezeichnet dieselbe als Deutovum. In diesem macht der Embryo weitere Veränderungen durch; die Cheliceren und Pedipalpen verschmelzen und bilden den Rüssel, es treten eine geräumige Leibeshöhle mit Blutkörperchen und der den Dotter umschliessende Darmcanal auf.

Nun beginnt die Larve sich zu bewegen, die Cuticularhülle wird gesprengt und die Larve wird frei. Sie bleibt aber nicht lange beweglich, sondern bohrt sich bald in die Kiemen ihres Wirthes ein, macht abermals eine Verwandlung durch und gelangt zur Ruhe. Die von der eben erledigten Häutung stammende Membran schwillt nun durch Aufnahme von Wasser an und wird kugelförmig. In den Geweben gehen eigenthümliche Veränderungen vor sich und die Gliedmaassen werden wie bei *Myobia* fast ganz rückgebildet, bleiben aber doch als kleine Knöpfe sichtbar. Nun schwimmt die Larve als kugeliger Körper in ihrer Schale herum. Dann wachsen die Beine von neuem hervor und ein hinterstes Paar kommt dazu. Am Rüssel sprossen unten die Taster (der Pedipalpen) hervor. Die Larve wird abermals frei und unter anderen Veränderungen treten die Cheliceren am Rüssel auf. Zwischen diese zweite Larvenform und den fertigen Zustand tritt noch eine Häutung mit einer Ruheperiode.

Die Abweichungen im Verhalten der Anhänge, welche den Milben im allgemeinen zuzukommen scheinen, sind 1) die späte Entwicklung des vierten Beinpaars, was das constante Vorkommen einer sechsfüssigen Larve veranlasst, und 2) die frühzeitige Verschmelzung der Cheliceren und Pedipalpen zur Bildung eines Rüssels, an dem keine Spur der ursprünglichen Anhänge mehr zu erkennen ist. In den meisten Fällen entwickeln sich später in Zusammenhang mit dem Rüssel Palpi und Stilete verschiedener Form und man pflegt anzunehmen, wie schon in der obigen Beschreibung angedeutet wurde, dass diese in der That den beiden ursprünglichen Embryonalanhängen entsprechen.

Die Geschichte der Keimblätter.

Es ist einigermaassen auffallend, dass jede der bisher untersuchten Gruppen der Arachniden eine andere Furchungsweise zeigt. Der

Typus von *Chelifer* und den Spinnen ist eine einfache Modification des centrolecithalen Typus und auch die Furchung von *Scorpio*, obgleich dem Anschein nach meroblastisch, ist wahrscheinlich in ähnlichem Sinne zu beurtheilen (siehe S. 115 und 411). Die eigentliche Entwicklung beginnt beim Scorpion und den Spinnen mit der Bildung einer Bauchplatte und es ist kaum zu bezweifeln, dass *Chelifer* mit einem homologen Gebilde ausgestattet ist, das nur in Anpassung an die geringe Menge Nahrungsdotter und das frühzeitige Auskriechen wahrscheinlich modificirt ist.

Das Schicksal der Keimblätter und ihre Umbildung in die bleibenden Organe ist am Scorpion (Metschnikoff, No. 434) und den Spinnen untersucht worden und es hat sich eine völlige Uebereinstimmung derselben in dieser Hinsicht herausgestellt.

Ich ziehe es vor, die letztere Gruppe als Typus zu beschreiben und nur auf die Punkte aufmerksam zu machen, in denen die erstere davon abweicht.

Epiblast. Abgesehen davon, dass die ganze Haut (Hypodermis und Cuticula) aus dem Epiblast hervorgeht, liefert dieses auch die Grundlagen für das Nervensystem und die Sinnesorgane, für die Athemsäcke, das Stomodaeum und Proktodaeum.

Um die Zeit, wo das Mesoblast wirklich ausgebildet ist, besteht das Epiblast aus einer einzigen Schicht säulenförmiger Zellen in der Gegend der Bauchplatte und einer Schicht flacher Zellen auf den übrigen Partien des Dotters.

Sobald ungefähr sechs Segmente vorhanden sind, finden die ersten Veränderungen statt. Das Epiblast der Bauchplatte wird dann in der Mediane etwas dünner als zu beiden Seiten (Fig. 203 *B*). In den folgenden Stadien prägt sich dieser Gegensatz noch mehr aus, so dass das Epiblast schliesslich zwei laterale verdickte Streifen darstellt, welche vorne in den Scheitellappen und hinten im Schwanzlappen zusammentreffen, sonst aber nur durch eine sehr dünne Schicht mit einander verbunden sind (Fig. 203 *C*). Kurz nachdem die Gliedmaassen sich anzulegen begonnen haben, kommen die ersten Spuren des Bauchnervenstranges als Epiblastverdickungen an der Innenseite jedes lateralen Streifens zum Vorschein. Die Epiblastverdickungen beider Seiten sind ganz unabhängig von einander, wie aus dem Querschnitt in Fig. 203 *C, vn* zu ersehen ist, der etwas nach ihrem ersten Auftreten genommen wurde. Sie entwickeln sich von vorn nach hinten fortschreitend, sind aber schon von Anfang an oder jedenfalls bald hernach nicht mehr gleichförmige Verdickungen, sondern stellen eine gerade Reihe von Anschwellungen — die späteren Ganglien — verbunden durch sehr kurze und weniger vorragende Epiblastverdickungen dar (Fig. 200 *C*). Diese Anlage des Bauchnervenstranges bleibt noch lange Zeit mit dem Epiblast in Zusammenhang, löst sich aber bald nach der Ausbildung der Rückenfläche des Embryos von jenem ab und gestaltet sich zu zwei selbständigen Strängen um, deren histologische Structur dieselbe ist wie bei andern Tracheaten (Fig. 206, *vn*).

Die Bauchstränge bestehen anfangs aus eben so vielen Ganglien, als Segmente vorhanden sind. Das vorderste, dem Segment der Cheliceren angehörig, liegt unmittelbar hinter dem Stomodaeum und die beiden Hälften sind ebenso unabhängig von einander wie die übrigen Ganglien. Vorne stossen sie an die oberen Schlundganglien.

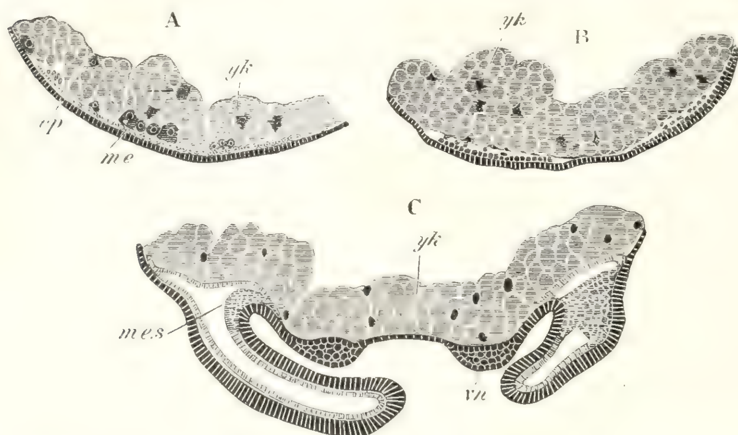


Fig. 206. Querschnitte durch die Bauchplatte von *Agelena labyrinthica* in drei Stadien.

A. Stadium mit ungefähr drei Segmenten. Die Mesoblastplatte ist noch nicht in zwei Streifen getheilt.

B. Stadium mit sechs Segmenten (Fig. 200 *B*). Das Mesoblast stellt nun zwei Streifen dar.

C. Dem in Fig. 200 *D* abgebildeten Stadium entsprechend. Die Bauchstränge haben sich als Epiblastverdickungen zu bilden begonnen und die Gliedmaassen sind bereits vorhanden.

ep. Epiblast; *me.* Mesoblast; *me.s.* Mesoblastsomit; *vn.* Bauchnervenstrang; *yk.* Dotter.

Dadurch, dass sich in Zusammenhang mit der ventralen Krümmung des Embryos ein Dottersack bildet, werden die beiden Nervenstränge im mittleren Abschnitt sehr weit auseinandergedrängt (Fig. 206, *vn*). Später, auf dem in Fig. 201 *B* dargestellten Stadium, nähern sie sich wieder in der Ventrallinie und es entstehen zarte Commissuren, welche die Ganglien beider Seiten unter einander verbinden; aber weder jetzt noch zu irgend einer andern Zeit findet sich eine Spur einer medianen Epiblasteinstülpung zwischen den beiden Nervensträngen, wie sie Hatschek und andere Forscher für verschiedene Arthropoden und Chaetopoden festzustellen suchten. Auf der in Fig. 201 *A* wiedergegebenen Stufe sind immer noch Ganglien im Abdomen vorhanden, obgleich deren nur etwa vier darin zu erkennen sind. Später verschmelzen diese Ganglien zu zwei gleichförmigen Strängen, die jedoch durch Commissuren, welche den bisherigen Ganglien entsprechen, mit einander verbunden bleiben.

Die Ganglien der Cheliceren sind auf dem Stadium von Fig. 201 *B* vollständig mit den oberen Schlundganglien verschmolzen und bilden einen Theil des Schlundringes. Ventral wird derselbe durch die Ganglien der Pedipalpen vervollständigt.

Die oberen Schlundganglien entstehen unabhängig von den Bauchsträngen aus zwei Verdickungen der Scheitellappen (Fig. 205), die auch unter sich keinen Zusammenhang zeigen und sich frühe durch eine halbkreisförmige, nach aussen von der Oberlippe herumlaufende Furche abgrenzen. Schliesslich löst sich jede dieser Verdickungen vom oberflächlichen Epiblast ab, allein bevor dies stattfindet, werden die beiden Furchen tiefer und mit der Ablösung der Ganglien vom Epiblast stülpen sich die die Furchen auskleidenden Zellen ein, schnüren sich von der Haut ab und bilden einen wesentlichen Bestandtheil der oberen Schlundganglien.

Auf dem in Fig. 201 *B* dargestellten Stadium haben sich die oberen Schlundganglien bereits völlig vom Epiblast losgelöst und bestehen nun aus folgenden Theilen: 1) aus einem dorsalen, von zwei halbkugligen Lappen gebildeten Abschnitt, der vorzugsweise aus der eingestülpten Auskleidung der halbkreisförmigen Furchen hervorgegangen ist; das ursprüngliche Lumen derselben ist noch an der Aussenseite dieser Lappen aufzufinden; — 2) aus zwei centralen Massen, einer für jedes Ganglion, die aus punktirtem Gewebe bestehen und durch eine quere Commissur verbunden werden; — 3) aus einem vorderen ventralen Lappen und 4) aus den ursprünglichen Ganglien der Cheliceren, welche nun die ventrale Abtheilung der Ganglien darstellen [1]).

Die späteren Stadien in der Entwicklung des Nervensystems sind nicht untersucht worden.

Beim Scorpion verläuft dieselbe fast genau so wie bei den Spinnen, Metschnikoff nimmt jedoch an, obgleich ohne genügende Gründe dafür beizubringen, dass das mediane Integument zwischen den beiden Bauchnervensträngen an der Bildung des fertigen Nervenstranges Antheil habe. Die oberen Schlundganglien zeigen auch ähnliche Furchen wie bei den Spinnen.

Mesoblast. Die Geschichte des Mesoblasts bis zur Bildung einer Bauchplatte, welche unter der verdickten Platte des Epiblasts liegt, ist bereits geschildert worden. Fig. 203 *A* stellt diese Bauchplatte dar. Dieselbe setzt sich augenscheinlich vorzugsweise aus kleinen Zellen zusammen, ausserdem erkennt man aber noch mehrere grosse Zellen, die im Begriff sind, aus dem Dotter in jene überzugehen. Während des grössten Theils der folgenden Entwicklung beschränkt sich das Mesoblast auf die Bauchplatte.

Die erste wichtige Veränderung macht sich geltend, wenn ungefähr sechs Somiten vorhanden sind; dann theilt sich das Mesoblast in zwei laterale Streifen (Fig. 203 *B*), welche jedoch vorne in den Scheitellappen und hinten im Schwanzlappen zusammenstossen. Sehr bald nachher zerfallen diese Streifen in eine Anzahl von den Segmenten entsprechenden Abschnitten, die sich jeweils in zwei Schichten spalten, welche einen Hohlraum zwischen sich fassen (siehe Fig. 204 und Fig. 207). Die äussere (somatische) Schicht ist dicker und liegt

[1]) Weitere Einzelheiten siehe in meiner Arbeit, No. 140.

dem Epiblast an, die innere (splanchnische) Schicht ist dünn und stammt hauptsächlich, wenn nicht gar ausschliesslich (bei *Agelena*) von Zellen ab, welche im Dotter entstehen. Diese Gebilde stellen

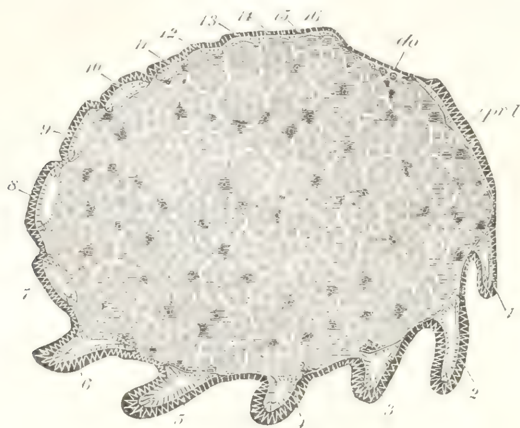


Fig. 204. Langsschnitt durch einen Embryo von *Agelena labyrinthica*.

Der Schnitt stammt von einem Embryo gleichen Alters wie der in Fig. 200 *C* und ist ein wenig seitwärts von der Medianebene geführt, so dass das Verhältniss der Mesoblastsomiten zu den Gliedmaassen zur Anschauung kommt. Im Innern sieht man die Dottersegmente und ihre Kerne.

1–16, die Segmente; *pr.l.* Scheitellappen; *do.* dorsales Integument.

die Mesoblastsomiten dar. In den Anhänge tragenden Segmenten setzt sich die somatische Schicht derselben nebst einer Verlängerung des Hohlraums in die Anhänge fort (Fig. 203 *C*). Da aber der Hohlraum jedes Mesoblastsomiten ein Theil der Leibeshöhle ist, so enthalten demnach sämmtliche Anhänge Fortsetzungen der letzteren. Aber nicht blos für jedes Segment des Körpers, sondern auch für die Scheitellappen entwickelt sich ein Paar Mesoblastsomiten (Fig. 205).

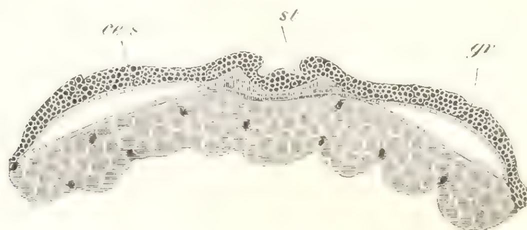


Fig. 205. Querschnitt durch die Scheitellappen eines Embryos von *Agelena labyrinthica*.

Der Schnitt ist einem Embryo gleichen Alters wie der in Fig. 200 *D* entnommen.

st. Stomodaeum; *gr.* Schnitt durch die halbkreisförmige Furche am Scheitellappen; *ce.s.* Kopftheil der Leibeshöhle.

Diese treten zwar etwas später auf als diejenigen der eigentlichen Segmente, unterscheiden sich aber von diesen thatsächlich nur darin,

dass die Somiten beider Seiten durch eine mediane Brücke unzertheilten Mesoblasts verbunden sind. Die Entwicklung eines Somiten für die Scheitellappen ist dem Verhalten ähnlich, was KLEINENBERG von *Lumbricus* beschrieben hat (S. 324), braucht aber noch keineswegs nothwendig anzudeuten, dass die Scheitellappen ein wirkliches, den Segmenten des Rumpfes äquivalentes Segment bilden. Sie entsprechen wohl eher dem praeoralen Lappen der Chaetopoden. Wenn die dorsale Fläche des Embryos zur Ausbildung gekommen ist, so entsteht unter dem Epiblast eine dicke Mesoblastschicht. Dieselbe stammt jedoch nicht von einem Emporwachsen des Mesoblasts der Somiten her, sondern von Zellen, die im Dotter aufgetreten sind. Schon Fig. 204, *do* lässt die ersten Spuren dieser Schicht erkennen und auf dem in Fig. 206 dargestellten Stadium erscheint sie als wohlausgebildete Lage von grossen runden Zellen. Sie ist augenscheinlich ganz unabhängig von den Mesoblastsomiten *(me.s)*. Das Mesoblast

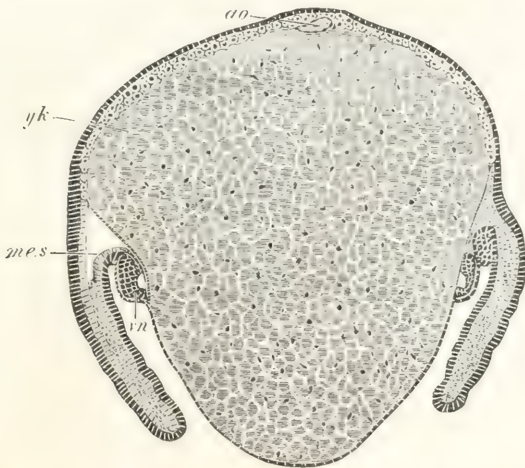


Fig. 206. Querschnitt durch die Brustregion eines Embryos von *Agelena labyrinthica*.

Der Schnitt entstammt einem Embryo von gleichem Alter wie der in Fig. 201 *A* und geht durch die stärkste Vorragung des ventralen Dottersackes.

vn. Bauchnervenstrang; *yk.* Dotter; *me.s.* Mesoblastsomit; *ao.* Aorta.

der Rückenseite spaltet sich auf dem Stadium in Fig. 201 *B* in ein splanchnisches und ein somatisches Blatt und zerfällt wenigstens im Abdomen in Somiten, welche mit denen des ventralen Mesoblasts zusammenhängen. Da wo die einzelnen Somiten aneinanderstossen, senkt sich das splanchnische Blatt des Mesoblasts in den Dotter ein und bildet eine Anzahl querer Scheidewände, die jedoch die Mitte des Dotters nicht erreichen, sondern einen centralen Theil freilassen, in welchem sich später das Mesenteron entwickelt. An der Ursprungsstelle dieser Septen entstehen ansehnliche Hohlräume zwischen der somatischen und splanchnischen Mesoblastschicht, welche transversal

gerichtete, vom Herzen nach aussen verlaufende Canäle darstellen, wahrscheinlich von venöser Natur. Später entsenden die Septen seitliche Auswüchse und zerlegen den peripherischen Abschnitt der abdominalen Leibeshöhle in eine Menge von mit Dotter gefüllten Abtheilungen. Wahrscheinlich bilden sich in diesen schliesslich die Leberdivertikel.

Das somatische Blatt des Mesoblasts verwandelt sich in Muskeln sowohl der Gliedmaassen als des Rumpfes, in das oberflächliche Bindegewebe, die Nervenscheide etc. Wahrscheinlich gehen daraus auch die drei Muskeln hervor, welche sich an dem Saugapparat des Oesophagus anheften.

Das Herz und die Aorta entstehen als solide Zellstränge im dorsalen Mesoblast, bevor dasselbe in ein splanchnisches und ein somatisches Blatt zerfällt. Schliesslich werden die innersten Zellen des Herzens zu Blutkörperchen, während seine Wandungen sich aus einer äusseren Muskel- und einer inneren Epithelschicht zusammensetzen. Schon auf dem Stadium von Fig. 201 *B* tritt es in Thätigkeit und bekommt seine Klappen, Arterienzweige etc.

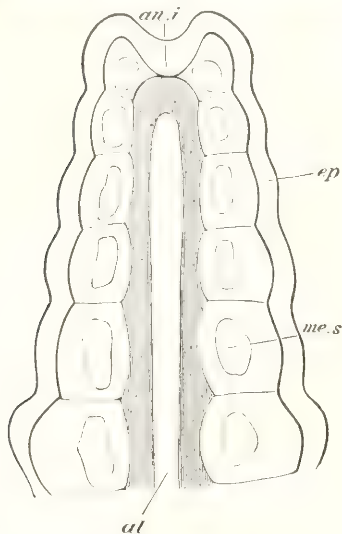


Fig. 207. Schwanzabschnitt eines vorgeschrittenen Embryos von *Scorpio*, um die Bildung der Mesoblastsomiten zu zeigen. (Nach METSCHNIKOFF.)
al. Darmcanal; *an.i.* Aftereinstülpung; *ep.* Epiblast; *me.s.* Mesoblastsomit.

Die Geschichte des Mesoblasts, insbesondere der Mesoblastsomiten beim Scorpion ist derjenigen bei den Spinnen sehr ähnlich; ebenso setzt sich ihr Hohlraum in die Gliedmaassen fort. Die allgemeinen Verhältnisse der Somiten des Schwanzabschnitts sind aus Fig. 207 ersichtlich. Die Schwanzaorta soll nach METSCHNIKOFF aus einem Theil des Mesenterons hervorgehen, doch ist dies allzu unwahrscheinlich, als dass es ohne weitere Bestätigung angenommen werden könnte.

Hypoblast und Darmcanal. Es ist bereits dargelegt worden, dass wir den Dotter hier als Vertreter des Hypoblasts anderer Typen aufzufassen haben.

Längere Zeit hindurch besteht derselbe aus den schon beschriebenen und in Fig. 203, 204 und 205 dargestellten polygonalen Zellen. Mit dem Fortschreiten der Entwicklung theilen sich dieselben und werden etwas kleiner, das wesentliche Product der Theilung der Dotterkerne und des sie umgebenden Protoplasmas sind aber jedenfalls die Zellen, welche sich dem Mesoblast anschliessen (Fig. 203 *A*).

Der bleibende Darmcanal setzt sich aus drei Abtheilungen zusammen, aus dem Stomodaeum, dem Proktodaeum und dem Mesenteron. Das Stomodaeum entwickelt sich aus einer Epiblasteinsenkung zwischen den beiden Scheitellappen (Fig. 200 und 205, *st*). Sie wird immer tiefer und stellt auf dem letzten abgebildeten Stadium eine tiefe, von einer Cuticula ausgekleidete blinde Grube dar. Ihrem hinteren Abschnitt, der zum Saugapparat des Erwachsenen wird, heften sich drei Muskeln an (ein dorsaler und zwei laterale).

Das Proktodaeum entsteht erheblich später als das Stomodaeum und stellt anfangs eine verhältnissmässig seichte Einstülpung dar, welche das Rectum des fertigen Thieres bildet. Sie erweitert sich am blinden Ende und frühe wachsen zwei Malpighi'sche Gefässe daraus hervor.

Das Mesenteron bildet sich im Innern des Dotters. Seine Wandungen gehen aus den zelligen Elementen desselben hervor und zwar entsteht zuerst das Hinterende, das als kurze Röhre zum Vorschein kommt, welche hinten in Berührung mit dem Proktodaeum, aber blind endigt und sich vorn gegen den Dotter öffnet. Die weitere Geschichte des Mesenterons ist nicht verfolgt worden, dasselbe umfasst aber ohne Zweifel den ganzen abdominalen (mit Ausnahme des Rectums) und wahrscheinlich auch den thorakalen Abschnitt des Darmcanals des Erwachsenen. Auch das Schicksal des das Mesenteron umgebenden Dotters ist nicht genügend bekannt, doch gibt er jedenfalls den Leberschläuchen und wohl auch den thorakalen Divertikeln des Darmcanals den Ursprung.

Die Entwicklung des Darmcanals verläuft beim Scorpion im allgemeinen ziemlich ebenso wie bei den Spinnen. Das Hypoblast, dessen Ursprung wie oben erwähnt einigermaassen ungewiss ist, tritt zuerst an der Ventralseite auf und breitet sich allmählich aus, um den Dotter einzuschliessen und die Wandung des Mesenterons zu bilden, aus welchem die Leber in Gestalt zweier seitlicher Fortsätze hervorwächst. Prokto- und Stomodaeum sind beide kurz, besonders das erstere (siehe Fig. 207).

Zusammenfassung und allgemeine Schlüsse.

Die Embryonalformen von *Scorpio* und den Spinnen sehen sich sehr ähnlich; anderseits aber weicht trotz der allgemeinen Aehnlichkeit zwischen *Chelifer* und *Scorpio* der Embryo des ersteren viel mehr von dem des letzteren ab als dieser von dem der Spinnen. Diese Erscheinung lässt sich wahrscheinlich auf das frühzeitige Ausschlüpfen der *Chelifer*larve zurückführen, und obgleich eine eingehendere Untersuchung dieser interessanten Form sehr wünschenswerth wäre, so ist doch jedenfalls nicht anzunehmen, dass ihre Larve einen ursprünglichen Typus repräsentire.

Die Larven der Acarinen mit ihren eigenthümlichen Häutungen sind als stark abgeänderte Larvenformen zu betrachten. Es ist jedoch nicht leicht, für das sechsfüssige Stadium, das sie meistens durchlaufen, einen plausiblen Grund anzugeben.

In Betreff der Segmente und ihrer Anhänge hat das embryologische Studium dieser Formen über einige interessante Punkte Aufklärung gegeben.

Das Maximum der Segmentzahl findet sich beim Scorpion, wo neunzehn Segmente (mit Ausschluss der Scheitellappen, aber mit Einschluss des Telsons) entwickelt sind. Von diesen zeigen die ersten zwölf Segmente Anlagen von Gliedmaassen, aber die der sechs letzten (sofern der Pecten nicht einen Anhang repräsentirt) verkümmern wieder. Bei den Spinnen erkennt man am Embryo Andeutungen von sechzehn Segmenten und bei sämmtlichen Arachniden ausser den Acarinen tragen wenigstens vier Segmente des Embryos Anhänge, welche derselben im fertigen Zustande entbehren. Die morphologische Bedeutung dieser Thatsache liegt auf der Hand.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass die Cheliceren beim Embryo des Scorpions wie der Spinnen auf dem ersten postoralen Segment sitzen und mit einem eigenen Ganglion versehen sind, dass sie also unmöglich (wie man in der Regel annimmt) den Antennen der Insecten entsprechen können, welche sich stets an den praeoralen Lappen entwickeln und nie ein selbständiges Ganglion besitzen.

Die Cheliceren möchten am ehesten den Mandibeln der Insecten zu vergleichen sein, während die Antennen ganz fehlen. Zu Gunsten dieser Ansicht spricht der Umstand, dass sich das embryonale Ganglion der Insectenmandibeln nachgewiesenermaassen (z. B. bei den Lepidopteren, HATSCHEK S. 391) gleich dem Ganglion der Cheliceren in einen Abschnitt des Schlundrings umwandelt.

Sind diese Betrachtungen zutreffend, so haben die Gliedmaassen der Arachniden in mehrfacher Hinsicht einen viel primitiveren Zustand bewahrt als die der Insecten. In erster Linie sind sowohl die Cheliceren als die Pedipalpen bedeutend weniger differenzirt als die Mandibeln und die ersten Maxillen, denen sie entsprechen. Und in zweiter Linie muss das erste Gangbeinpaar als Homologon des zweiten Maxillenpaares der Insecten betrachtet werden, welches aus früher erwähnten Gründen ursprünglich gleichfalls wahrscheinlich den Charakter von Gangbeinen besass. Es ergibt sich in der That als nothwendige Folgerung aus den angeführten Thatsachen, dass sich die Vorfahren der gegenwärtigen Insecten und Arachniden von dem gemeinsamen Stamm der Tracheaten zu einer Zeit abgezweigt haben müssen, als das zweite Maxillenpaar noch im Dienste der Ortsbewegung stand.

Was die Reihenfolge in der Entwicklung der Gliedmaassen und Segmente betrifft, so sind bei den verschiedenen Arachnidengruppen erhebliche Abweichungen zu constatiren. Dies allein scheint mir schon hinlänglich zu beweisen, dass die Reihenfolge des Auftretens der Anhänge häufig gleichsam nur eine Sache embryologischer Zweckmässigkeit ist und jeder tieferen morphologischen Bedeutung entbehrt. Bei *Scorpio* entwickeln sich die Segmente nach einander, vielleicht das erste postorale ausgenommen, welches sich erst abgrenzt, nachdem einige der folgenden

Segmente gebildet sind. Bei den Spinnen tritt das Segment der Cheliceren und wahrscheinlich auch das der Pedipalpen später auf als die nächsten drei oder vier. In beiden Typen entstehen die Segmente vor den Anhängen, während bei *Chelifer* das Umgekehrte der Fall zu sein scheint. Die bleibenden Anhänge mit Ausnahme der Cheliceren erscheinen gleichzeitig bei Scorpionen und Spinnen. Bei *Chelifer* dagegen erscheint das zweite Paar lange vor den übrigen, dann kommt das dritte, dann das erste und endlich die drei hintersten.

LITERATUR.

Scorpionidae.

434) El. Metschnikoff. „Embryologie des Scorpions." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI. 1870.

435) H. Rathke. *Reisebemerkungen aus Taurien* (Scorpio). Leipzig. 1837.

Pseudoscorpionidae.

436) El. Metschnikoff. „Entwicklungsgeschichte d. Chelifer." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI. 1870.

437) A. Stecker. „Entwicklung der Chthonius-Eier im Mutterleibe und die Bildung des Blastoderms." *Sitzungsber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch.*, 1876, 3. Heft; und *Annals. and Mag. Nat. History*, 1876, XVIII. 197.

Phalangidae.

438) M. Balbiani. „Mémoire sur le développement des Phalangides." *Ann. Scien. Nat.*, Series V, Vol. XVI. 1872.

Araneina.

439) M. Balbiani. „Mémoire sur le développement des Aranéides." *Ann. Scien. Nat.*, Series V, Vol. XVII. 1873.

440) F. M. Balfour. „Notes on the development of the Araneina." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

441) J. Barrois. „Recherches s. l. développement des Araignées." *Journal de l'Anat. et de la Physiol.* 1878.

442) E. Claparède. *Recherches s. l'évolution des Araignées.* Utrecht, 1862.

443) Herold. *De generatione Aranearum in Ovo.* Marburg, 1824.

444) H. Ludwig. „Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXVI. 1876.

Acarina.

445) P. J. van Beneden. „Développement de l'Atax ypsilophora." *Mém. Acad. Bruxelles*, t. XXIV.

446) Ed. Claparède. „Studien über Acarinen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XVIII. 1868.

Die Bildung der Keimblätter und der Embryonalhüllen bei den Tracheaten.

Es besteht eine auffällige Uebereinstimmung in der Bildungsweise der Keimblätter für die ganze Gruppe. Vor allem entsteht das

Hypoblast nicht durch einen Vorgang, der sich auf Invagination zurückführen liesse; mit andern Worten, es findet sich kein Gastrulastadium.

Man hat den Nachweis zu führen versucht, dass die Mesoblastfurche der Insecten auf ein modificirtes Gastrulastadium schliessen lasse; allein das Wesentliche der Gastrula besteht darin, dass direct oder indirect das Archenteron daraus hervorgeht, also kann die betreffende Furche nicht zu dieser Kategorie gehören. Ist sie nun auch keine Gastrula, so wäre es doch leicht denkbar, dass sie das Rudiment eines Blastoporus vorstellte, während die zu demselben gehörende Gastrula ganz aus der Entwicklung verschwunden wäre. Die Mesoblastfurche würde dann dem Primitivstreifen der Wirbelthiere analog sein [1]).

Die Umwachsung des Dotters durch das Blastoderm bei den Scorpionen lässt sich ohne Zweifel als eine epibolische Gastrula auffassen. Der Blastoporus würde dann aber dorsal liegen — eine Lage, die er noch bei keinem bisher bekannten Gastrulatypus einnimmt. Diese Thatsache nebst der Erwägung, dass sich die partielle Furchung von *Scorpio* ohne Schwierigkeit vom gewöhnlichen Arachnidentypus (siehe S. 115) ableiten lässt, scheint dafür zu sprechen, dass auch in der Entwicklung von *Scorpio* keine wahre epibolische Invagination vorkommt.

Mit der Bildung des Blastoderms haben sich auch Spuren von zwei embryonalen Schichten eingestellt. Das Blastoderm selbst entspricht der Hauptsache nach dem Epiblast, während der centrale Dotter das Hypoblast vertritt. Die Bildung des Embryos beginnt in Zusammenhang mit einer Verdickung des Blastoderms, die als Bauchplatte bezeichnet wurde. Das Mesoblast entsteht als unpaariges, vom Epiblast der Bauchplatte sich abspaltendes Blatt. Dieser Vorgang läuft zum mindesten auf zweierlei Weise ab. Bei den Insecten tritt eine Furche auf, die sich abschnürt, um die Mesoblastplatte zu bilden, bei den Spinnen dagegen findet sich eine kielförmige Verdickung des Blastoderms, welche die Stelle der Furche einnimmt.

Die unpaarige Mesoblastplatte theilt sich bei allen Formen sehr bald in zwei Mesoblaststreifen.

Dieselben sind denen der Chaetopoden sehr ähnlich und wahrscheinlich geradezu homolog, allein die verschiedene Art, auf welche sie in diesen beiden Gruppen entstehen, ist sehr auffallend und deutet wohl darauf hin, dass tiefgreifende Abänderungen in der frühesten Entwicklung der Tracheaten Platz gegriffen haben. Bei den Chaetopoden sind die Mesoblaststreifen von Anfang an weit von einander getrennt und nähern sich einander allmählich ventral, ohne sich jedoch zu vereinigen; bei den Tracheaten entstehen sie durch Theilung einer unpaaren Bauchplatte.

Das weitere Schicksal der Mesoblaststreifen ist für alle bisher untersuchten Tracheaten nahezu dasselbe und stimmt auch ziemlich

[1]) Der Primitivstreifen der Wirbelthiere hat, wie im Folgenden gezeigt werden wird, keinerlei Beziehung zur Medullarrinne, sondern ist das Rudiment eines Blastoporus.

mit demjenigen bei den Chaetopoden überein. Zunächst erfolgt eine Theilung in Somiten, deren jedes einen Abschnitt der Leibeshöhle enthält. Auch im Kopftheil der Mesoblaststreifen bildet sich ein Abschnitt der Leibeshöhle. Bei den Arachniden, Myriapoden und wahrscheinlich auch bei den Insecten setzt sich die Leibeshöhle ursprünglich in die Gliedmaassen fort.

Bei den Spinnen und höchst wahrscheinlich auch bei den übrigen Tracheaten stammt ein grosser Theil des Mesoblasts nicht von der Mesoblastplatte ab, sondern besteht aus secundär hinzugetretenen Dotterzellen.

Bei sämmtlichen Tracheaten geht aus den Dotterzellen das Mesenteron hervor, das, wie wir später sehen werden, im Gegensatz zu demjenigen der Crustaceen den Hauptabschnitt des bleibenden Darmcanals bildet.

Einer der dunkelsten Punkte in der Embryologie der Tracheaten ist der Ursprung der Embryonalhüllen. Unter den Insecten mit Ausnahme der Thysanuren finden sich solche Membranen in reicher Ausbildung. Bei den übrigen Gruppen trifft man nie eigentliche Membranen wie bei den Insecten, aber beim Scorpion scheint sich von den Zellen des Blastoderms aus eine zellige Hülle um den Embryo zu entwickeln und mehr oder weniger ähnliche Gebilde sind von mehreren Myriapoden beschrieben worden (siehe S. 370). Diese Bildungen verdienen unzweifelhaft noch näher untersucht zu werden, lassen sich aber vorläufig wohl als Homologa des Amnions und der serösen Hülle der Insecten auffassen. Beim gegenwärtigen Stand unserer Kenntniss möchte es kaum möglich sein, irgend eine Erklärung für die Entstehung dieser Membranen zu geben, doch dürften sie sich wohl irgendwie von einer frühzeitigen Häutung ableiten lassen.

XVIII. CAPITEL.

CRUSTACEA[1].

Geschichte der Larvenformen[2].

Die Larvenformen der Crustaceen scheinen ihre ursprünglichen Charaktere mit grösserer Treue bewahrt zu haben als fast jede andere Gruppe.

BRANCHIOPODA.

Die Branchiopoden, unter welchem Namen ich die Phyllopoden und die Cladoceren zusammenfasse, sind die Crustaceen mit der grössten Segmentzahl und der geringsten Differenzirung ihrer verschiedenen Anhänge. Diese und andere Verhältnisse machen es wahrscheinlich, dass sie gleichsam als die centrale Gruppe der übrigen Crustaceen zu betrachten sind und sich in vielen Hinsichten am wenigsten weit von dem Vorfahrentypus entfernt haben. aus welchem sämmtliche Ordnungen hervorgingen.

Die freien Larvenstadien beginnen, wo sie überhaupt vorhanden sind, mit einer Larvenform, die als Nauplius bezeichnet wird.

Der Name *Nauplius* wurde von O. Fr. Müller für gewisse Larvenformen der Copepoden aufgestellt (Fig. 229), die er für ausgewachsen hielt.

[1] Für dieses Capitel gilt folgende Eintheilung der Crustaceen:

I. Branchiopoda. { Phyllopoda. Cladocera.

II. Malacostraca. { Nebaliadae. Schizopoda. Decapoda. Stomatopoda. Cumaceae. Edriophthalmata.

III. Copepoda. { Eucopepoda. { *Natantia.* *Parasita.* Branchiura.

IV. Cirripedia. { Thoracica. Abdominalia. Apoda. Rhizocephala.

V. Ostracoda.

[2] Die grosse Bedeutung der Larvenentwicklung der Crustaceen einerseits und unsere verhältnissmässig geringe Kenntniss von der Bildung der Keimblätter anderseits liessen es nothwendig erscheinen, hier etwas vom allgemeinen Plan dieses Werkes abzuweichen und die Schilderung der Keimblätterbildung erst nach derjenigen der Larvenformen zu bringen.

Gegenwärtig ist diese Bezeichnung auf eine sehr grosse Zahl von Larven ausgedehnt worden, denen mehrere bestimmte Merkmale gemeinsam zukommen. Sie sind mit drei Paaren von Anhängen versehen (Fig. 208 *A*), den späteren Antennen und Mandibeln. Das erste Antennenpaar *(an¹)* ist einästig und hat eine vorzugsweise sensorische Function; das zweite Antennenpaar *(an²)* und die Mandibeln *(md)* sind zweiästige Schwimmfüsse und die letzteren entbehren noch ihrer schneidenden Kinnlade. Die Naupliusmandibeln entsprechen thatsächlich nur dem Palpus. Die beiden hinteren Paare sind an ihren Basalgliedern mit hakenförmigen Fortsätzen versehen, welche beim Zerkleinern der Nahrung verwendet werden. Der Körper ist in den meisten Fällen nicht segmentirt und trägt vorne ein medianes einfaches Auge. Es findet sich eine grosse Oberlippe und ein aus Oesophagus, Magen und Rectum bestehender Darmcanal. Der After liegt nahe dem Hinterende des Körpers. Auf der Rückenfläche deuten häufig kleine Hautfalten die Anlage eines Rückenschildes an. Eine sehr auffallende Eigenthümlichkeit des Nauplius ist nach CLAUS und DOHRN der Umstand, dass das zweite Antennenpaar von einem unteren Schlundganglion innervirt wird. — Eine Larvenform mit den angeführten Charakteren kehrt mehr oder weniger häufig in allen Crustaceengruppen wieder. In den meisten Fällen freilich entspricht sie nicht genau dem hier beschriebenen Typus und gerade bei den Phyllopoden sind die Abweichungen grösser als in den meisten andern Ordnungen. Im Folgenden sollen ihre Charaktere für jeden Fall besonders beschrieben werden.

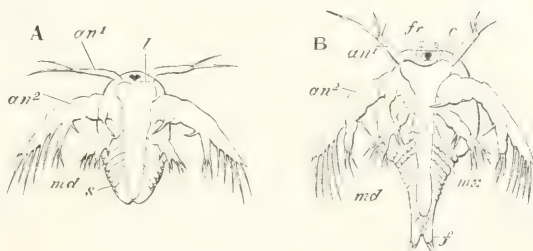


Fig. 208. Zwei Entwicklungsstadien von *Apus cancriformis*. (Nach CLAUS.)
A. Naupliusstadium beim Ausschlüpfen.
B. Nach der ersten Häutung.
an¹. und *an²*. Erste und zweite Antenne; *md*. Mandibel; *mx*. Maxille; *l*. Oberlippe; *fr*. frontales Sinnesorgan; *f*. Schwanzgabel; *s*. Segmente.

Phyllopoda. Für die Phyllopoden lässt sich die Entwicklung von *Apus cancriformis* passenderweise als Typus wählen (CLAUS, No. 454). Der Embryo ist, wenn er das Ei verlässt (Fig. 208 *A*), ungefähr von eiförmigem Umriss und hinten etwas zugespitzt. Am Hinterende findet sich eine schwache V-förmige Einkerbung, an deren Spitze der After liegt. Der Körper ist im Gegensatz zum typischen Nauplius bereits in zwei Regionen, eine cephalische und eine postcephalische, geschieden. An der Bauchseite der Kopfregion liegen die drei normalen Glied-

maassenpaare. Zuvorderst treten die kleinen inneren Antennen *(an¹)* hervor, einfache ungegliederte stabförmige Gebilde mit zwei beweglichen Borsten an ihren Enden. Sie entspringen zu beiden Seiten der grossen Oberlippe oder des Labrums *(l)*. Hinter ihnen folgen die äusseren Antennen, welche ausserordentlich stark entwickelt sind und der Larve vorzugsweise als Locomotionsorgane dienen. Sie sind zweiästig und bestehen aus einem Basalabschnitt mit einer kräftigen, von seiner Innenseite entspringenden hakenförmigen Borste, aus einem inneren ungegliederten Ast mit drei Borsten und einem äusseren, grossen, unvollkommen fünfgliedrigen Ast mit fünf langen seitlichen Borsten. Das an diesem Anhangspaar befestigte hakenförmige Organ scheint darauf hinzuweisen, dass es bei irgend einer Vorfahrenform als Kinnlade diente (Claus). Dieser Charakter kehrt offenbar allgemein bei den Embryonen der eigentlichen Phyllopoden wieder und findet sich constant bei den Copepoden etc.

Das dritte Gliedmaassenpaar, die Mandibeln *(md)*, ist dicht unterhalb der Oberlippe befestigt. Sie entbehren zunächst noch des schneidenden Innenrandes und gehen in zwei kurze Aeste aus, welche der innere mit zwei, der äussere mit drei Borsten versehen sind.

Am Vorderende des Kopfes liegt das typische unpaare Auge. Auf der Rückenfläche findet sich stets ein Rudiment des Kopfschildes, das vorn mit dem Labrum zusammenhängt und dessen aussergewöhnliche Grösse für die Phyllopodenlarven charakteristisch ist. Der postcephalische Abschnitt, der später zum Thorax und Abdomen wird, enthält unter der Haut die Anlagen von fünf vorderen Thoraxsegmenten und deren Anhängen und bietet in dieser Hinsicht eine sehr wichtige Abweichung von der typischen Naupliusform dar. Nach der ersten Häutung (Fig. 208 *B*) verliert die Larve ihre ovale Form, hauptsächlich in Folge der Verlängerung des hinteren Körpertheils und der seitlichen Ausdehnung des Kopfschildes, welcher jetzt auch den Kopf vollständig bedeckt und rückwärts zu wachsen begonnen hat, um die Thorakalregion zu bedecken. Mit der zweiten Häutung erscheint an seiner Seite eine rudimentäre Schalendrüse. Im Kopfabschnitt sind nun zwei kleine Papillen *(fr)* am Vorderende des Kopfes dicht neben dem unpaarigen Auge aufgetreten. Sie haben die Natur von Sinnesorganen und mögen als frontale Sinnespapillen bezeichnet werden. Claus hat gezeigt, dass sie von einiger phylogenetischer Bedeutung sind. Die drei Paare der Naupliusgliedmaassen haben sich wenig verändert, aber am Basalglied der Mandibel ist eine rudimentäre Kinnlade hervorgewachsen. An der Basis der Antennen öffnet sich jetzt eine Drüse, welche wahrscheinlich der häufig bei den Malacostraken anzutreffenden grünen Drüse entspricht. Hinter den Mandibeln ist ein Paar einfache Fortsätze aufgetreten, welche die Anlagen des ersten Maxillenpaares *(mx)* darstellen.

In der Thorakalregion sind hinten noch mehr Segmente hinzugekommen und an den drei vordersten Segmenten sind die Gliedmaassen schon sehr deutlich ausgebildet. Der Schwanz ist gablig getheilt. Das Herz bildet sich mit der zweiten Häutung und reicht

dann bis zum sechsten Brustsegment; die hinteren Kammern treten successive von vorn nach hinten hinzu.

Bei den späteren Häutungen, welche die Larve durchmacht, entwickeln sich beständig neue Segmente am Hinterende des Körpers und an den schon vorhandenen treten Gliedmaassen auf. Diese führen uns wahrscheinlich die ursprüngliche Form eines wichtigen Typus der Crustaceenanhänge vor, die namentlich für das Verständniss der Theile der verschiedenen Malacostrakenanhänge von Bedeutung ist. Sie bestehen (Fig. 209) aus einem Basalabschnitt (Protopodit von HUXLEY), der zwei Aeste trägt und an der Innenseite zwei Vorsprünge zeigt. An seiner Aussenseite befestigt sich ein dorsal gerichteter Kiemensack *(br)* (Epipodit HUXLEY). Von den beiden Aesten besteht der äussere *(ex)* (Exopodit HUXLEY) aus einer einfachen Platte mit Randborsten. Der innere *(en)* (Endopodit HUXLEY) ist viergliedrig und von der Innenseite der drei proximalen Glieder gehen ähnliche Fortsätze aus wie vom Basalglied.



Fig. 209. Typische Phyllopodengliedmaasse. (Copie nach CLAUS.)

ex. Exopodit; *en.* Endopodit; *br.* Kiemenanhang (Epipodit). Der die beiden proximalen Vorsprünge tragende Basalabschnitt ist nicht scharf vom Endopodit abgegrenzt.

Mit der dritten Häutung treten mehrere neue Züge in der Kopfregion hervor, welche in den folgenden Stadien stärker vorragt. In erster Linie entwickeln sich jederseits und etwas hinter dem unpaaren Auge die paarigen Augen, und zweitens entsteht das hintere Maxillenpaar, verbleibt aber freilich immer noch in sehr rudimentärem Zustand. Die Schalendrüse kommt zu voller Entwicklung und öffnet sich an der Basis des ersten Maxillenpaares. Der Rückenschild dehnt sich allmählich nach hinten aus, bis er sämmtliche Segmente bedeckt.

Nach der fünften Häutung erleiden die Naupliusanhänge eine rasche Rückbildung. Namentlich das zweite Antennenpaar nimmt an Grösse ab und der Mandibularpalpus — der ursprüngliche, den Nauplius charakterisirende Theil der Mandibel — zieht sich zu einem blossen Rudiment zusammen, das schliesslich ganz verschwindet, während die Lade entsprechend grösser wird und Zähne bekommt. Der fertige Zustand wird dann ganz allmählich nach einer sehr grossen Zahl von Häutungen erreicht.

Von besonderem Interesse in der geschilderten Entwicklung ist die Thatsache, dass sich die primitive Naupliusform allmählich ohne irgend welche eigentliche Metamorphose in den fertigen Zustand umwandelt[1]).

[1]) Es scheint noch nichts darüber bekannt zu sein, wie es kommt, dass jedes Segment vom elften bis zum zwanzigsten mehr als ein Gliedmaassenpaar trägt. Eine Untersuchung dieser Frage würde mit Rücksicht auf die Bedeutung der Gliederung von grossem Interesse sein.

Branchipus verlässt das Ei gleich *Apus* in einer etwas modificirten Naupliusform, welche jedoch von derjenigen des letzteren darin abweicht, dass der hintere Körperabschnitt keine Spur einer Segmentirung zeigt. Sie macht eine ganz ähnliche Metamorphose durch, ist aber zu keiner Zeit mit einem Rückenschild versehen, auch abortirt das zweite Antennenpaar nicht, sondern ist beim Männchen sogar mit Greiforganen ausgestattet, welche vielleicht Ueberbleibsel der für dieses Antennenpaar so charakteristischen embryonalen Haken sind.

Die Larve von *Estheria* hat beim Auskriechen eine Naupliusform, eine grosse Oberlippe, eine Schwanzgabel und ein unpaares Auge. Es finden sich zwei Paar functionirender Schwimmanhänge — das zweite Antennenpaar und die Mandibeln. Das erste Antennenpaar war nicht aufzufinden und ebenso fehlt ein dorsaler Mantel zur Entwicklung der Schale. Mit der ersten Häutung treten die vorderen Antennen als kleine stumpfe Gebilde hervor und ebenso bildet sich ein kleiner Rückenschild. Die Anlagen von sechs oder sieben Anhangspaaren sprossen auf gewöhnliche Weise hervor und nehmen mit jeder Häutung an Zahl zu; die Schale entwickelt sich sehr rasch. Der interessanteste Punkt in der Entwicklung dieser Form ist die grosse Aehnlichkeit der jungen Larve mit einem typischen ausgewachsenen Cladoceren (Claus). Dies zeigt sich in der Form der Schale, welche ihre grösste vordere Ausdehnung noch nicht erreicht hat, in den rudimentären vordern Antennen und in den grossen locomotorischen hinteren Antennen, die sich jedoch durch den Besitz der typischen Larvenhaken von den entsprechenden Organen der Cladoceren unterscheiden. Sogar das Abdomen gleicht dem einer *Daphnia*. Diese Verhältnisse deuten wohl darauf hin, dass die Cladoceren aus irgend einer *Estheria* ähnlichen Phyllopodenform durch einen Process rückschreitender Metamorphose hervorgegangen sind. Die hinteren Antennen sind bei der ausgebildeten *Estheria* grosse zweiästige Anhänge, die zum Schwimmen dienen, und obgleich sie den embryonalen Haken verloren haben, so behalten sie doch ihre Naupliuscharaktere in höherem Maasse als andere Phyllopodenfamilien.

Die Naupliusform der Phyllopoden zeichnet sich durch mehrere scharf ausgeprägte Eigenthümlichkeiten aus. Der Körper zerfällt in eine cephalische und eine postcephalische Region. Die Oberlippe ist ausserordentlich gross und verhältnissmässig viel grösser als in den späteren Stadien. Das erste Antennenpaar ist gewöhnlich rudimentär und fehlt sogar manchmal, während das zweite von aussergewöhnlicher Grösse ist und nicht blos als Organ zum Schwimmen, sondern auch zum Kauen verwendbar zu sein scheint. Ein Rückenschild ist entweder gar nicht oder nur in Spuren vorhanden.

Cladocera. Dass die Cladoceren wahrscheinlich von einer *Estheria* ähnlichen Form abzuleiten sind, wurde bereits erwähnt, und man könnte hienach erwarten, dass auch ihre Entwicklung ähnlich verlaufen würde wie bei den Phyllopoden. Die Mehrzahl der Cladoceren macht jedoch ihre Entwicklung schon im Ei durch und das Junge gleicht beim Auskriechen durchaus dem Erwachsenen, obgleich es im Ei ein Nauplius-

stadium zu durchlaufen hat (Dohrn). Eine Ausnahme von der allgemeinen Regel machen nur die Wintereier von *Leptodora*, einer der ursprünglichsten Formen unter den Cladocerenfamilien. Die Sommereier entwickeln sich ohne Metamorphose, aber Sars (No. 461) fand, dass die Larve das Winterei in Gestalt eines Nauplius verlässt (Fig. 209 *A*). Dieser gleicht ausserordentlich dem Nauplius der Phyllopoden. Der Körper ist langgestreckt und abgesehen von den normalen Naupliusanhängen durch sechs Paar Wülste — die Andeutungen künftiger Gliedmaassen — ausgezeichnet. Die vorderen Antennen sind wie gewöhnlich klein, die hinteren gross und zweiästig, aber die den Phyllopoden eigenthümliche Kauborste fehlt. Die Mandibeln entbehren einer Lade. Ausserdem sind eine grosse Oberlippe und ein unpaariges Auge vorhanden.

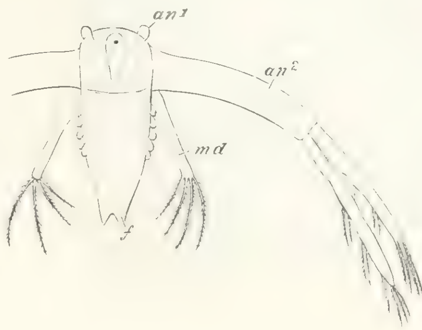


Fig. 209 A. Naupliuslarve von *Leptodora hyalina* aus dem Winterei. (Copie aus Bronn, nach Sars.)
*an*1. Antenne des ersten Paares; *an*2. Antenne des zweiten Paares; *md*. Mandibel; *f*. Schwanzgabel.

Die fertige Form wird auf ähnliche Weise wie bei den Phyllopoden nach der dritten Häutung erreicht.

MALACOSTRACA.

In Folge der Grösse und der Wichtigkeit der mannichfaltigen zu den Malacostraken gehörigen Formen ist ihrer Embryologie mehr Aufmerksamkeit gewidmet worden als irgend einer andern Crustaceenabtheilung, und in der That knüpfen sich auch an die richtige Erklärung ihrer Larvenformen einige der interessantesten Probleme im gesammten Gebiete der Embryologie.

Die Mehrzahl der Malacostraken macht eine mehr oder weniger complicirte Metamorphose durch, obschon bei den Nebaliadae, den Cumaceae, einigen Schizopoden, wenigen Decapoden (*Astacus*, *Gecarcinus* etc.) und bei den Edriophthalmen die Larve, wenn sie das Ei verlässt, beinah die Gestalt des Erwachsenen besitzt. Im Gegensatz zu den niederen Crustaceengruppen kommt die Naupliusform der Larve nur selten vor, doch findet sie sich bei einem Schizopoden (*Euphausia*, Fig. 212), bei einigen niederen Decapoden (*Penaeus*, Fig. 214) und vielleicht auch, obgleich dies nicht sicher nachgewiesen ist, bei einigen Stomatopoden.

Die Larven der meisten Decapoden verlassen das Ei in einer Form, die man *Zoaea* genannt hat (Fig. 210). Diese Larvenform

kennzeichnet sich durch einen grossen Cephalothoraxschild, der gewöhnlich noch mit seitlichen, vorderen und dorsalen Dornen ausgerüstet ist. Die Caudalsegmente sind wohlentwickelt, entbehren aber der Anhänge, und der Schwanz, der zum Schwimmen dient, ist gewöhnlich gablig getheilt. Die sechs hinteren Thorakalsegmente dagegen sind rudimentär oder fehlen ganz. Es sind sieben vordere Anhangspaare vorhanden, die in Fig. 211 isolirt dargestellt sind, nämlich zwei Antennen *(At. I* und *At. II)*, die aber nie als Schwimmorgane dienen, eine Mandibel ohne Taster *(md)*, wohlentwickelte Maxillen (zwei Paare, *mx 1* und *mx 2)* und zwei oder manchmal auch (Macruren) drei Paar zweiästige, zum Schwimmen dienende Kieferfüsse *(mxp 1* und *mxp 2)*. Zwei seitliche zusammengesetzte und gestielte Augen sitzen neben dem medianen Naupliusauge. Das Herz hat in den meisten Fällen nur ein oder zwei (Brachyuren) Ostienpaare.

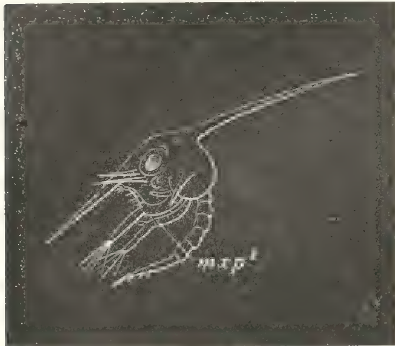


Fig. 210. Zoaea von *Thia polita*. (Nach Claus.)
mxp². Zweiter Kieferfuss.

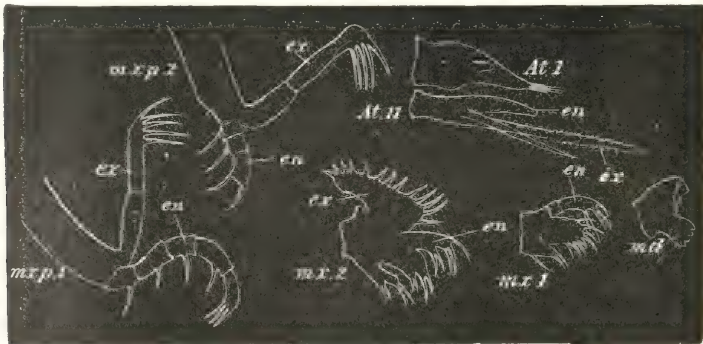


Fig. 211. Die Gliedmaassen einer Krabbenzoaea.
At. I. erste Antenne; *At. II.* zweite Antenne; *md.* Mandibel (ohne Palpus); *mx. 1.* erste Maxille; *mx. 2.* zweite Maxille; *mxp. 1.* erster Kieferfuss; *mxp. 2.* zweiter Kieferfuss.
ex. Exopodit; *en.* Endopodit.

Die Zoaealarve ist, obwohl für die Decapoden typisch, doch nicht immer vorhanden (z. B. bei *Astacus* und *Homarus*) und tritt manchmal in stark abgeänderter Form auf. In fremdartigem Gewande kommt sie auch in der Ontogenie einiger anderer Gruppen zum Vorschein.

Unter den bisher untersuchten Malacostraken sind die beiden Formen, deren Ontogenie die phylogenetische Urkunde am voll-

ständigsten bewahrt hat, *Euphausia* unter den Schizopoden und *Penaeus* unter den Decapoden.

Schizopoda. *Euphausia* verlässt das Ei (Metschnikoff, No. 468—469) als wahrer Nauplius mit blos drei Anhangspaaren, von denen die beiden hinteren zweiästig sind, und einem ungegliederten Körper. Das zweite Antennenpaar zeigt jedoch nicht die bei den niederen Formen so verbreiteten kolossalen Dimensionen. Ein Mund ist vorhanden, der After aber ist noch nicht entwickelt.

Nach der ersten Häutung werden drei Paare von Vorragungen — die Rudimente der beiden Maxillen und des ersten Kieferfusses — hinter den Naupliusanhängen sichtbar (Fig. 212). Zu gleicher Zeit tritt zwischen

Fig. 212. Nauplius von *Euphausia*. (Aus Claus, nach Metschnikoff.)

Der Nauplius ist kurz vor einer Häutung dargestellt, wo neben den eigentlichen Gliedmaassen noch die Anlagen von drei folgenden Paaren sichtbar sind.

OL. Oberlippe; *UL.* Unterlippe; *Md.* Mandibel; *Mx'.* und *Mx''.* zwei Maxillenpaare; *Mf'.* erster Kieferfuss.

den beiden Schenkeln der rudimentären Schwanzgabel ein After auf und vorne erscheinen ein unpaares Auge und eine Oberlippe. Nach der zweiten Häutung (Fig. 212) entsteht eine Unterlippe (*UL*) in Gestalt

eines Paares von Vorragungen, die wahren Gliedmaassen sehr ähnlich sind, und es entwickelt sich ein zarter Kopfbrustschild. Noch später wird die Lade der Mandibel ausgebildet, während der Palpus (der Naupliusanhang) bedeutend an Grösse abnimmt. Der Kopfbrustschild wächst über den Stirntheil des Embryos hinweg und erhält am Rande eine charakteristische Zähnelung. Man bemerkt auch zwei Stirnpapillen, sehr ähnlich den bereits von den Phyllopodenlarven beschriebenen. Die Anlage der zusammengesetzten Augen kommt zum Vorschein, und obgleich keine neuen Anhänge hinzutreten, so erleiden doch die schon vorhandenen eine weitere Differenzirung. Sie bleiben immerhin noch sehr einfach, namentlich die Kieferfüsse sind sehr kurz und gleichen einigermaassen den Anhängen von Phyllopoden.

Bis zu diesem Stadium war der Schwanz kurz und rudimentär geblieben, nach einer ferneren Häutung aber (Claus) nimmt er bedeutend an Länge zu. Gleichzeitig erhält der Kopfbrustschild einen kurzen rückwärts gerichteten Dorn. Die Larve hat nun den Zustand erreicht, den Claus als *Protozoaea* bezeichnet (Fig. 213 *A*).

Sehr bald darauf erscheint die unmittelbar hinter den schon gebildeten Segmenten folgende Region undeutlich gegliedert, während der Schwanz immer noch jeder Spur von Gliederung entbehrt. Die Gegend des eigentlichen Thorax zerfällt dann bald in sieben sehr kurze Segmente, während sich auch der jetzt stark verlängerte Schwanzabschnitt in seine normale Segmentzahl getheilt hat (Fig. 213 *B*). Damit ist die Larve zur wahren Zoaea geworden — die sich allerdings von der normalen Zoaea darin unterscheidet, dass die Thorakalregion segmentirt ist und ein zweites Kieferfusspaar fehlt.

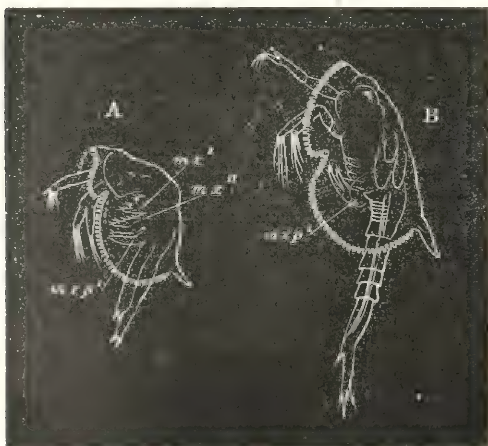


Fig. 213. Larven von *Euphausia*. (Nach Claus.) Von der Seite.
A. Protozoaealarve. *B*. Zoaealarve.
mx'. und *mx''*. erste und zweite Maxille; *mxp*[1]. erster Kieferfuss.

Vermöge einer Reihe späterer Häutungen werden dann die Charaktere des Erwachsenen sehr allmählich erworben, so dass die Entwicklung von *Euphausia* in dieser Hinsicht derjenigen der Phyllopoden gleicht. Anderseits weicht *Euphausia* dadurch ab, dass die Abdominal- (Caudal-) und Thorakalanhänge sich als zwei selbständige Reihen von vorn nach hinten fortschreitend entwickeln, wobei die Abdominalreihe zuerst zur Reife gelangt.

Dieses Verhältniss ergibt sich aus der folgenden Tabelle, welche nach CLAUS' Beobachtungen zusammengestellt wurde.

Länge der Larve.	Anhänge der Brustregion, d. h. 2ter und 3ter Kieferfuss und 5 Gangbeine.	Anhänge des Abdomens.
3—3½ mm.	2ter Kieferfuss rudimentär.	1ter Abdominalanhang.
3½—4 mm.	2ter Kieferfuss zweiästig. 3ter Kieferfuss rudimentär. 1stes und 2tes Gangbein rudimentär.	2ter und 3ter Abdominalanhang. 4ter und 5ter Abdominalanhang rudimentär.
4½—5 mm.	3ter Kieferfuss zweiästig.	4ter, 5ter und 6ter vollständig entwickelt.
5—5½ mm.	3tes und 4tes Gangbein.	
6 mm.	5tes Gangbein.	

Alle auf das zweite Maxillenpaar folgenden Anhänge sind zweiästig und die ersten acht tragen verzweigte Kiemen als Epipoditen. Es ist bemerkenswerth, dass sich das Epipodit an sämmtlichen Anhängen der Zeit nach vor dem äusseren Ast (dem Exopodit) entwickelt.

Obgleich *Mysis* kein freies Larvenstadium hat und die Entwicklung in einer mütterlichen Brüttasche abläuft, so liess sich doch ein Stadium nachweisen, das offenbar dem Naupliusstadium von *Euphausia* entspricht (E. VAN BENEDEN, No. 465). Auf diesem Stadium, in welchem nur die drei Naupliusanhänge ausgebildet sind, schlüpft der *Mysis*embryo aus. Es findet eine Häutung statt, aber die Naupliushaut wird nicht vollständig abgeworfen und bleibt als eine die Larve während ihrer weiteren Entwicklung umgebende Hülle zurück.

Decapoda. Bei den Decapoden verlässt die Larve gewöhnlich das Ei in der Zoaeaform, allein eine merkwürdige Ausnahme von dieser allgemeinen Regel bilden eine oder mehrere Arten von *Penaeus*. FRITZ MÜLLER war der erste, welcher zeigte, dass die Larve dieser Formen das Ei als typischer Nauplius verlässt, und es ist wahrscheinlich, dass sich in den darauffolgenden Larvenstadien die Vorfahrengeschichte der Decapoden sehr vollständig erhalten hat [1]).

Die jüngste bekannt gewordene *Penaeus*larve (Fig. 214) hat einen ungefähr ovalen ungegliederten Körper. Von diesem entspringen die drei typischen Paare der Naupliusanhänge. Der erste ist einästig, der zweite und dritte sind zweiästig und beide zum Schwimmen geeignet; der dritte (die Mandibel) entbehrt jeder Spur einer Kinnlade.

[1]) Die Zweifel, welche man gegen MÜLLER's Beobachtungen erhoben hat, scheinen ganz unbegründet zu sein.

Der Körper besitzt keinen Schild und trägt vorn ein einfaches medianes Auge. Hinten ist er in zwei Borsten ausgezogen.



Fig. 214. Naupliusstadium von *Penaeus*. (Nach Fritz Müller.)

Nach der ersten Häutung zeigt die Larve noch ein Rudiment des Gabelschwanzes, während eine dorsale Hautfalte das Auftreten des Kopfbrustschildes anzeigt. Auch eine grosse provisorische helmförmige Oberlippe gleich derjenigen der Phyllopoden ist aufgetreten. Hinter den bereits vorhandenen Anhängen folgen stummelförmige Rudimente der vier nächsten Paare (der beiden Maxillen und zweier Kieferfüsse) und bei einer wenig älteren Larve hat die Bildung der Mandibularlade sowie die Rückbildung des Palpus oder des Naupliusanhangs begonnen.

Zwischen diesem und dem nächstbeobachteten Stadium besteht möglicherweise eine kleine Lücke. Jedenfalls repräsentirt das nächste Stadium (Fig. 215) den Anfang der Zoaeareihe. Der Kopfbrustschild ist ansehnlich gross geworden und bekommt bald auch den gewöhnlichen dorsalen Dorn. Der hintere Körperabschnitt hat sich zu einem Schwanz verlängert, der ebenso lang ist wie der ganze übrige Körper. Die vier Anhänge, die im letzten Stadium noch ganz functionslos waren, haben sich nun zu voller Thätigkeit entwickelt. Der hinter ihnen folgende Abschnitt ist in sechs Segmente (die sechs Brustsegmente) ohne Anhänge getheilt (Fig. 215) und etwas später machen sich die fünf vorderen Abdominalsegmente bemerklich, bleiben aber wie die Brustsegmente noch ohne Füsse. Die Art des Auftretens dieser Segmente zeigt, dass sich die Thorakal- und die Abdominalsegmente in regelmässiger Folge von vorn nach hinten entwickeln (Claus). Vom Palpus der Mandibeln bleibt, wie dies für die Zoaeaformen Regel ist, keine Spur übrig, nur die jüngste von Fritz Müller aufgefundene Zoaea zeigte noch ein sehr kleines Rudiment eines Palpus. Das erste Antennenpaar ist ungewöhnlich lang und das zweite fährt fort, als zweiästiges Ruderorgan zu functioniren; der äussere Ast ist vielgliedrig. Die übrigen Anhänge sind reichlich gegliedert und die beiden Kieferfüsse zweiästig. Auf der Rückenfläche des Körpers bemerkt man noch immer das unpaare Auge, aber jederseits davon sind die Anlagen der gestielten Augen aufgetreten.

Ebenso sind frontale Sinnesorgane wie bei den Phyllopoden vorhanden.

Aus der Protozoaeaform geht die Larve in die einer wahren Zoaea mit den gewöhnlichen Anhängen und Dornen über, unterscheidet sich aber durch einige merkwürdige Besonderheiten. Darunter sind am wichtigsten 1) die bedeutende Grösse der beiden Antennenpaare und beim zweiten die Beibehaltung seiner Naupliusfunction, und 2) der Umstand, dass die Anhänge der sechs Thorakalsegmente als kleine zweiästige Schizopodenfüsse erscheinen, während die Abdominalsegmente mit Ausnahme des sechsten noch ihrer Schwimmfüsse entbehren. Das frühzeitige Auftreten der Anhänge am sechsten Abdominalsegment steht wahrscheinlich mit der ihnen und dem Schwanze gemeinsamen Ruderfunction in Zusammenhang. Als von geringerer Bedeutung sei noch die Thatsache hervorgehoben, dass beide Maxillenpaare mit kleinen respiratorischen Platten (Exopoditen) versehen sind, um den Wasserstrom unter dem Rückenschild zu reguliren. Aus der Zoaea-



Fig. 215. Protozoaeastadium von *Penaeus*. (Nach FRITZ MÜLLER.)

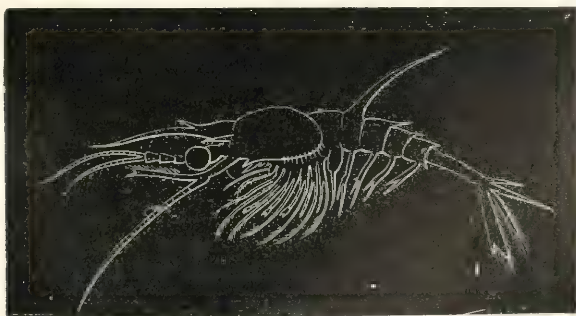


Fig. 216. *Penaeus*larve im Mysis-Stadium. (Nach CLAUS.)

form geht die Larve in ein Mysis- oder Schizopodenstadium über (Fig. 216), welches sich dadurch charakterisirt, dass die Brustfüsse

und Kieferfüsse in Form und Function den zweiästigen Füssen von *Mysis* gleichen, wobei der äussere Ast in manchen Fällen anfangs viel grösser ist als der innere. Die Kiemensäcke erscheinen an der Basis dieser Füsse beinah zu derselben Zeit, wo die Endopoditen in Function treten. Zugleich werden die Antennen wesentlich umgestaltet. Die inneren werfen ihre langen Haare ab und von der Innenseite des vierten Gliedes entspringt ein neuer Fortsatz, der sich bald verlängert und zur inneren Geissel wird. Der äussere Ast der zweiten Antenne reducirt sich auf eine Schuppe, während die Geissel aus einem stummelförmigen Rudiment des inneren Astes hervorgeht (Claus). An der Mandibel sprosst ein Palpus hervor und das mediane Auge verschwindet.

Die Abdominalanhänge kommen nicht vor dem Beginn des Mysisstadiums zum Vorschein und functioniren kaum vor dessen Ende.



Fig. 217. Letztes Protozoaeastadium einer *Sergestes*larve (*Elaphocaris*). (Nach Claus.) *mxp'''*. Drittes Kieferfusspaar.

Aus dem Mysisstadium geht die Larve ganz einfach in die fertige Form über. Der äussere Ast der Thorakalfüsse geht mehr oder weniger vollständig verloren. Die Kieferfüsse oder wenigstens die beiden vorderen Paare derselben geben ihre Gehfunction auf, an der Innenseite ihrer Basalglieder entwickeln sich schneidende Platten und an der Aussenseite persistiren die beiden Aeste als kleine Anhänge. Auch Kiemensäcke wachsen an der Aussenseite hervor.

Die Athemplatte an der zweiten Maxille erreicht ihre volle Entwicklung, während diejenige der ersten Maxille verschwindet[1]). — So viel wir wissen, kommt der Nauplius bei keinem andern Decapoden als bei *Penaeus* vor.

Dieser Larvengeschichte kommt hinsichtlich ihres primitiven Charakters am nächsten diejenige der Sergestidae, welche von Claus vollständig erforscht worden ist. Dieselbe beginnt mit einer Protozoaeaform

[1]) Nach Claus' Beobachtungen (No. 448) scheint es, dass die Athemplatte nur das Exopodit und nicht, wie man es gewöhnlich darstellt, das verschmolzene Exopodit und Endopodit zusammen repräsentirt. Huxley will diesen Punkt in seiner „Vergleichenden Anatomie“ weiteren embryologischen Forschungen zur Aufklärung vorbehalten wissen.

(Fig. 217) und aus dieser geht eine merkwürdige Zoaea hervor, die von Dohrn früher als *Elaphocaris* beschrieben worden war. Daraus entwickelt sich dann eine von Claus ursprünglich als *Acanthosoma* beschriebene Form und aus dieser eine andere, die unter dem Namen *Mastigopus* (Fig. 218) bekannt war und von der sich leicht ein Uebergang zur ausgewachsenen Form denken lässt.

Die merkwürdige Protozoaea (Fig. 217) zeichnet sich dadurch aus, dass der Rückenschild einen vordern dorsalen und zwei laterale Dornen besitzt, welche alle reichlich mit langen Seitenstacheln ausgerüstet sind. Ausser den normalen Zoaeaanhängen findet sich noch ein kleines drittes Paar von Kieferfüssen. Die Brustregion ist in fünf kurze Ringe getheilt, das Abdomen aber noch nicht segmentirt. Der Schwanz ist gegabelt und mit langen Dornen versehen. Die Antennen sind gleich denen von *Penaeus* sehr lang, die zweite zweiästig, die Mandibeln ohne Palpus. Beide Maxillenpaare tragen respiratorische Platten; das zweite Paar ist beinförmig und an seiner Basis liegt eine drüsige Masse, welche Claus für das Aequivalent der Schalendrüse der Entomostraken hält. Die Kieferfüsse zeigen die gewöhnliche zweiästige Beschaffenheit. Wie beim typischen Nauplius ist eine helmförmige Oberlippe vorhanden und die Augen sitzen auf sehr langen Stielen.

Im eigentlichen Zoaeastadium treten an den fünf Thorakalsegmenten sackförmige zweilappige Anlagen von Gliedmaassen auf. Der Schwanz gliedert sich, aber die Segmente bleiben mit Ausnahme des sechsten ohne Anhänge. Am sechsten erscheint eine sehr lange zweilappige Vorragung als Anlage der Schwimmfüsse dieses Segments. Die Segmente des Abdomens sind mit seitlichen Dornen bewaffnet.

Aus dem Zoaeastadium geht die Larve in die als *Acanthosoma* bekannte Form über, welche das Mysisstadium von *Penaeus* repräsentirt. Die verschiedenen Stacheln am Rückenschild des Zoaeastadiums sind auf wenige einfache Dornen reducirt, dagegen behalten die Dornen des Schwanzes ihre bisherige Grösse. Die wesentlichsten Veränderungen der Anhänge bestehen 1) in der Verkümmerung des gegliederten äusseren Astes der zweiten Antenne zu einem die Schuppe vertretenden Stummel und der Verlängerung des inneren zum Flagellum, und 2) in der Verlängerung der fünf thorakalen Gangbeine zu wirklichen zweiästigen Beinen gleich den Kieferfüssen und dem Hervorsprossen von rudimentären Abdominalfüssen.

Die auffallendsten äusseren Folgen des Uebergangs aus dem Acanthosoma- in das Mastigopusstadium (Fig. 218) bestehen in der Verlängerung des Abdomens, der Reduction und Abflachung des Kopfbrustschildes und dem nahezu vollständigen Verschwinden aller Dornen desselben ausser dem vorderen. Die Augen auf ihren langen Stielen sind immer noch sehr charakteristisch und die Verlängerung des Flagellums der zweiten Antenne ist höchst auffallend.

Die Maxillen und Kieferfüsse erleiden eine beträchtliche Metamorphose, die Abdominalfüsse bekommen ihre fertige Form und die drei vorderen thorakalen Gangbeine verlieren ihre äusseren Aeste. Die wichtigste Veränderung unter allen betrifft die beiden letzten Anhangspaare

des Thorax, die, statt sich gleich den vorderen umzugestalten, bei der Häutung, welche dem Mastigopusstadium vorausgeht, nahezu oder ganz

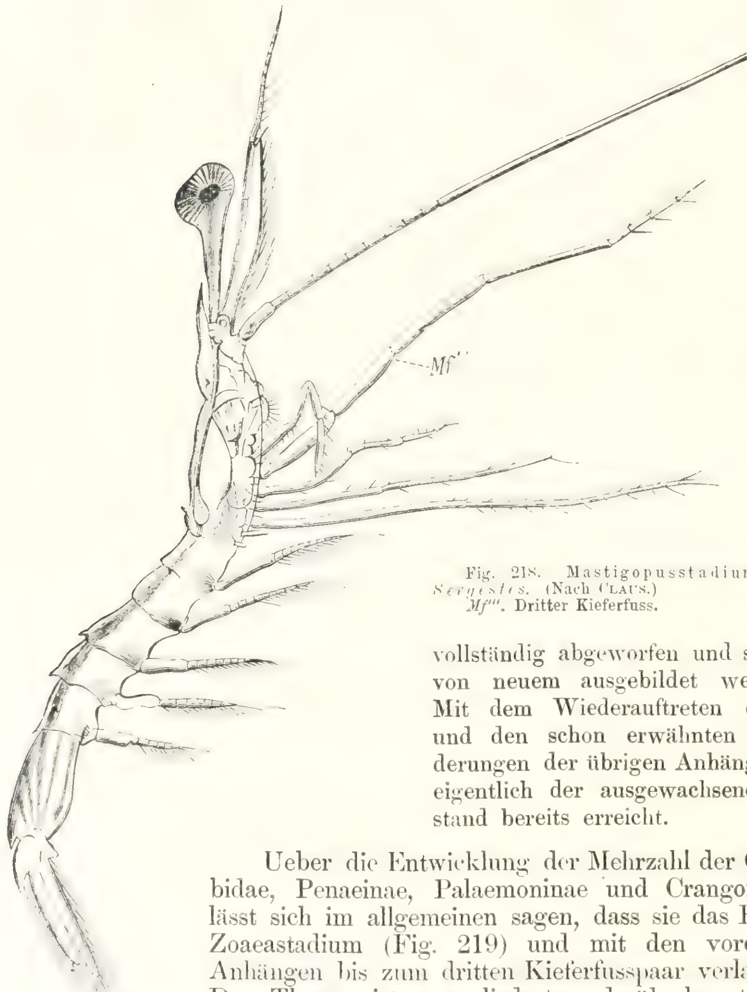


Fig. 218. Mastigopusstadium von *Sergestes*. (Nach CLAUS.) *Mf'''*. Dritter Kieferfuss.

vollständig abgeworfen und später von neuem ausgebildet werden. Mit dem Wiederauftreten dieser und den schon erwähnten Aenderungen der übrigen Anhänge ist eigentlich der ausgewachsene Zustand bereits erreicht.

Ueber die Entwicklung der Mehrzahl der Carabidae, Penaeinae, Palaemoninae und Crangoninae lässt sich im allgemeinen sagen, dass sie das Ei im Zoaeastadium (Fig. 219) und mit den vorderen Anhängen bis zum dritten Kieferfusspaar verlassen. Der Thorax ist ungegliedert und überhaupt fast gar nicht vorhanden, das Abdomen dagegen ist lang und deutlich in Segmente getheilt. Beiden Körperabschnitten fehlen die Anhänge und der Schwanz wird von einer einfachen Platte mit zahlreichen Borsten gebildet, ist also nicht gegabelt wie bei der Zoaea von FRITZ MÜLLER's *Penaeus* und von *Sergestes*. Häufig findet sich auf dem zweiten Abdominalsegment ein dorsaler Stachel. Aus der Zoaeaform geht der Embryo in ein Mysis-

stadium über (Fig. 220), während dessen die Brustanhänge allmählich als zweiästige Schwimmfüsse auftreten; sie entwickeln sich sämmtlich, bevor noch ein Abdominalanhang zum Vorschein kommt mit Ausnahme des letzten. In einigen Fällen ist die Entwicklung noch stärker abgekürzt. So besitzen die Larven von *Crangon* und *Palaemonetes* (FAXON, No. 476) beim Auskriechen bereits die Rudimente der zwei und *Palaemon* solche der drei vordersten Thorakalfüsse [1]).

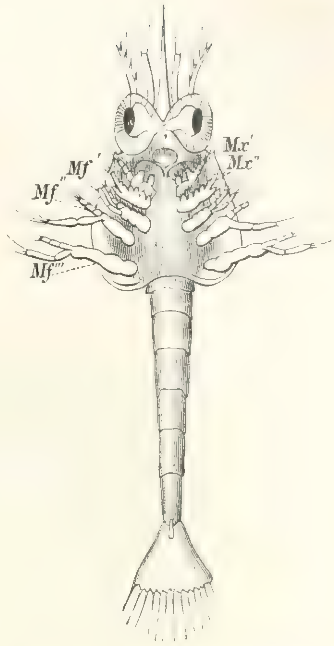
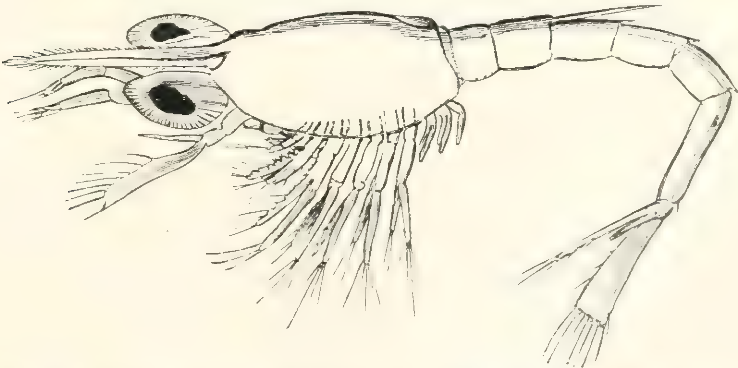


Fig. 219. Larve von *Hippolyte* im Zoaeastadium. (Aus CLAUS.)
Mx' und *Mx''*. Erste und zweite Maxille; *Mf'*, *Mf''* und *Mf'''*. Kieferfüsse.

Bei den übrigen Macruren verlässt die Larve das Ei gewöhnlich in Gestalt einer ähnlichen Zoaea wie bei den Palaemoninen. Bei den Thalassinidae und Paguridae ist das Mysisstadium verloren gegangen. Die bedeutendsten Abkürzungen der typischen Entwicklung treten uns aber einerseits bei *Homarus* und *Astacus* und anderseits bei den Loricaten entgegen.

Die Entwicklung von *Homarus* ist von S. J. SMITH (No. 491) für den amerikanischen Hummer *(Homarus americanus)* vollständig bearbeitet


Fig. 220. Aeltere Larve von *Hippolyte* nach Ausbildung der Thorakalanhänge. (Aus CLAUS.)

[1]) FRITZ MÜLLER hat kürzlich (*Zoolog. Anzeiger*, No. 52) eine noch weiter abgekürzte Entwicklung von einem in den Bächen bei Blumenau lebenden *Palaemon* beschrieben.

worden. Die Larve (Fig. 221) verlässt das Ei in einem vorgeschrittenen Mysisstadium. Der Kopfbrustschild ist ganz ausgebildet und vorn mit einem Rostrum versehen. Die erste Antenne ist ungegliedert, die zweite zweiästig und ihr äusserer Ast stellt eine grosse Mysisartige Schuppe dar. Die Mandibeln, welche Taster besitzen, die Maxillen und die beiden ersten Kieferfüsse weichen nur in nebensächlichen Dingen von den entsprechenden Anhängen des Erwachsenen ab. Der dritte Kieferfuss ist Mysisähnlich und zweiästig und die fünf Gangbeine gleichen demselben ausserordentlich, nur ist das Endopodit des ersten unvollkommen scheerenförmig. Das Abdomen ist wohlentwickelt, aber ohne Anhänge. Das zweite bis fünfte Segment sind mit dorsalen und lateralen Dornen ausgerüstet.

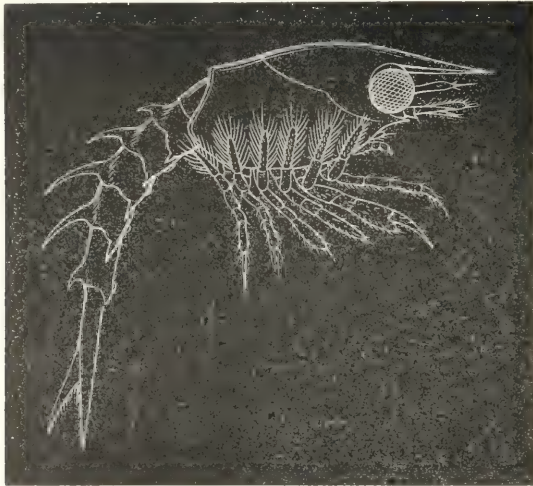


Fig. 221. Eben ausgeschlüpfte Larve des amerikanischen Hummers. (Nach Smith.)

Im nächsten Stadium sind am zweiten, dritten, vierten und fünften Abdominalsegment Schwimmfüsse aufgetreten und die bereits vorhandenen Anhänge haben sich ihrer fertigen Form angenähert. Später, wenn die Larve ungefähr einen halben Zoll Länge hat, ist die Aehnlichkeit mit der ausgewachsenen Form noch grösser und die Exopoditen der Gangbeine sind zwar noch vorhanden, aber verhältnissmässig viel kleiner geworden. Am sechsten Abdominalsegment sind die Schwimmplatten entstanden. Im nächsten beobachteten Stadium hat die Larve ihre Schizopodencharaktere gänzlich verloren, und obgleich sie ihre freischwimmende Lebensweise beibehält, weicht sie doch von der fertigen Form nur noch in generischen Merkmalen ab.

Wie schon erwähnt kommen in der Entwicklung von *Astacus* keine freien Larvenstadien vor, sondern das Junge schlüpft in einer Gestalt aus, die nur in unbedeutenden Einzelheiten von der ausgewachsenen abweicht.

Die eigenthümliche Larvenform der Loricata *(Scyllarus, Palinurus)* war schon längst unter dem Namen *Phyllosoma* bekannt (Fig. 222 *C*), allein ihre wahre Natur wurde erst von COUCH (No. 474) nachgewiesen [COUCH erkannte übrigens noch nicht die Identität seiner Larve mit *Phyllosoma;* dies geschah erst durch GERSTÄCKER] und bald darauf auch von GERBE und COSTE. Diese Beobachtungen wurden aber längere Zeit nicht anerkannt, bis DOHRN (No. 477) seinen werthvollen Bericht darüber veröffentlichte, wie es ihm gelang, *Phyllosoma* aus den Eiern von *Scyllarus* und *Palinurus* zu erziehen und zu zeigen, dass einige der merkwürdigsten Vorgänge in der Metamorphose der Loricaten noch vor dem Auskriechen der Larve ablaufen.

Der Embryo von *Scyllarus* macht im Ei vor allem das gewöhnliche Naupliusstadium durch und entwickelt dann nach Ausscheidung einer Cuticula einen langgestreckten thorako-abdominalen Körperabschnitt, welcher gänzlich gegen den vorderen Theil umgeschlagen ist. Ueberdies erscheinen eine Anzahl von Anhängen und die Rudimente verschiedener Organe und der Embryo nimmt eine Form an, die als embryonales Phyllosomastadium bezeichnet werden kann. In diesem Stadium finden sich am vorderen Körpertheil, vor der ventralen Krümmung, zwei Antennen, die Mandibel, zwei Maxillen, von denen die zweite zweiästig zu werden beginnt, und ein kleiner, den ersten Kieferfuss repräsentirender Stummel. Der umgebogene Abschnitt des Körpers besteht aus einer kleinen quadratischen Schwanzplatte und einem Anhänge tragenden Stück, an welchem vorne drei Paar zweiästiger Anhänge — der zweite und dritte Kieferfuss und das vorderste Gangbeinpaar — und zwei Paare ungetheilter Anhänge — das zweite und dritte Gangbeinpaar — sitzen. In einem wenig älteren Stadium wird auch das zweite Maxillenpaar zweiästig und ebenso in rudimentärer Weise das erste Kieferfusspaar. Das zweite und dritte Gangbeinpaar bekommen äussere Aeste, während diese am zweiten und dritten Kieferfusspaar beinah völlig verloren gehen. Endlich entstehen noch sehr kleine Rudimente der beiden hintersten Gangbeine. Nimmt man den Embryo auf diesem Stadium aus dem Ei (siehe Fig. 222 *A*, welche eine fast gleiche Larve von *Palinurus* darstellt), so sieht man, dass sie besteht 1) aus einer vorderen Verbreiterung mit gewölbtem, den Dotter einschliessendem Rückenschild, zwei gestielten und einem medianen Auge, 2) aus einer Brustregion, an welcher Andeutungen der Segmentirung nebst den beiden hinteren Kieferfusspaaren (mxp^2 und mxp^3) und den Gangbeinen (p^1) sichtbar sind, und 3) aus einer Abdominalregion, welche deutlich in Segmente zerfällt und mit einer Gabel endigt.

Bevor der Embryo auskriecht, nimmt das erste Kieferfusspaar an Grösse ab und verschwindet schliesslich. Die zweite Maxille wird zu einem einfachen Stummel mit wenigen Borsten, auch die zweite Antenne scheint einer rückschreitenden Metamorphose zu unterliegen, während die beiden letzten Brustsegmente nicht mehr unterscheidbar sind. Es ergibt sich somit, dass während des Embryonallebens die zweite Antenne, die zweite Maxille, der zweite und

dritte Kieferfuss und die beiden hintersten Gangbeine retrogressive Veränderungen erleiden, der erste Kieferfuss aber ganz verloren geht!

Die allgemeine Form der Larve ist beim Auskriechen (Fig. 222 *B*) nicht viel anders als während der letzten Stadien im Ei. Der Körper zerfällt in drei Regionen, einen vorderen Kopfabschnitt, einen mittleren Brust- und einen kleinen hinteren Abdominalabschnitt, sämmtlich durch eine ausserordentlich starke dorsoventrale Abflachung ausgezeichnet, so dass das ganze Thier die Form einer dreilappigen Scheibe hat, deren fremdartiges Aussehen noch durch ihre glasartige Durchsichtigkeit erhöht wird.

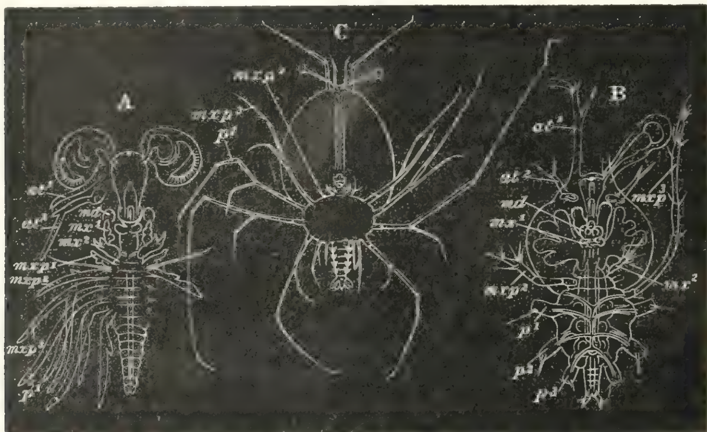


Fig. 222. Larven von Loricaten. (Nach CLAUS.)

A. Embryo von *Palinurus* kurz vor dem Ausschlüpfen.

B. Junge Phyllosomalarve von *Scyllarus*, ohne ersten Kieferfuss und ohne die beiden letzten Brustgliedmaassen und die Abdominalanhänge.

C. Ausgewachsenes Phyllosoma mit allen Decapodenanhängen.

at^1, at^2. Antenne des ersten und zweiten Paares; *md.* Mandibel; mx^1, mx^2. erste, zweite Maxille; mxp^1-mxp^3. Kieferfüsse; p^1-p^3. Thoraxanhange.

Der Kopfabschnitt ist oval und ragt etwas nach hinten über, so dass er einen Theil des Thorax bedeckt. Seine obere Fläche stellt den Rückenschild dar, an welchem vorne die beiden zusammengesetzten Augen auf langen Stielen sitzen, zwischen denen ein medianes Naupliusauge liegt. Der Mund liegt ungefähr in der Mitte der Unterfläche der vorderen Scheibe. Er führt in einen Magen, von welchem jederseits ein vorderes und ein seitliches Leberdivertikel abgeht. Das erstere bleibt während des Larvenlebens ein einfaches Divertikel, das letztere aber wird zu einem äusserst complicirten drüsigen Gebilde.

Am Vorderende der Scheibe sitzt die ungegliederte, aber langgestreckte erste Antenne *(at^1)*. Nach aussen und hinten davon entspringen die kurzen hinteren Antennen *(at^2)*, an deren Basis bereits die grüne Drüse ausgebildet ist. Den Mund umstehen die Mandibeln *(md)* und die ersten Maxillen *(mx^1)* und etwas dahinter die zweiten Maxillen *(mx^2)*, aus einem cylindrischen Basalstück und einem kurzen, mit Borsten

bewaffneten Endglied bestehend. Ein erstes Kieferfusspaar ist nicht vorhanden.

Der Brustabschnitt wird von einer ovalen segmentirten Scheibe gebildet, welche an der Unterseite der Kopfscheibe befestigt ist. Von ihrem vordersten Segment entspringt das zweite Paar der Kieferfüsse *(mxp²)* als einfache fünfgliedrige Anhänge, am nächsten Segment sitzen die fünfgliedrigen langgestreckten, aber einästigen dritten Kieferfüsse *(mxp³)*, und dahinter folgen drei Paare von sechsgliedrigen Gangbeinen (*p*¹, *p*², *p*³, von denen jedoch in der Figur nur das Basalglied dargestellt ist) mit einem vom zweiten Gliede entspringenden Exopodit. Die beiden hintersten Thorakalringe und ihre Anhänge sind nicht zu erkennen.

Das Abdomen ist auf einen kurzen, unvollkommen segmentirten, mit einer Gabel endigenden Stummel reducirt, zwischen deren Zinken der After liegt. Selbst die jüngste Phyllosomalarve, wie sie eben beschrieben wurde, lässt sich nicht mit einer Zoaea vergleichen, sondern gehört eher durch den Besitz zweiästiger Brustfüsse zu einem Mysisstadium. In dem gabligen Schwanz und dem Naupliusauge scheinen sich jedoch einige sehr primitive Merkmale bis zu diesem Stadium forterhalten zu haben.

Der Uebergang dieser jugendlichen Larve in das völlig ausgebildete Phyllosoma (Fig. 222 *C*) ist sehr einfach. Er besteht hauptsächlich in der Neubildung des ersten Kieferfusspaares und der beiden hintersten Gangbeine, der Vergrösserung und Segmentirung des Abdomens und dem Hervorsprossen von zweiästigen Ruderfüssen aus demselben. Mit diesen Veränderungen wird die Larve in Bezug auf die Zahl und Anordnung ihrer Anhänge zu einem wahren Decapoden, mit welcher Gruppe sie ja auch in der That vereinigt worden war, bevor man ihren Larvencharakter erkannt hatte. Abgesehen vom Auftreten neuer Anhänge gehen aber auch mit den schon vorhandenen gewisse Aenderungen vor sich. Die beiden hinteren Kieferfüsse erhalten, wenigstens bei den *Palinurus*-Phyllosomen, abermals ein Exopodit und an den zweiästigen Gangbeinen entwickeln sich Epipoditen in Form von Kiemensäcken.

Die Art des Uebergangs von Phyllosoma in die erwachsene Form ist nicht bekannt, allein es lässt sich aus den ältesten Phyllosomen leicht ersehen, dass die dorsale Kopfplatte über den Thorax hinüberwächst und den Kopfbrustschild des fertigen Thieres liefert.

Zwischen dem Phyllosoma von *Scyllarus* und dem von *Palinurus* bestehen geringe Structurverschiedenheiten, der Hauptunterschied ihrer Entwicklung liegt aber darin, dass das erste Kieferfusspaar beim *Palinurus*-embryo, obwohl im Embryonalzustand bereits von geringer Grösse, doch nicht vollständig verschwindet, wenigstens nicht vor dem Beginn des freien Larvenlebens, und es ist zweifelhaft, ob dies selbst dann geschieht. Auch ist das eben ausgeschlüpfte *Palinurus*-Phyllosoma erheblich weiter entwickelt als das von *Scyllarus*.

Brachyura. Sämmtliche Brachyuren mit Ausnahme einer oder einiger Species von Landkrabben [1]) verlassen das Ei im Zoaeazustand,

[1]) Es ist bestimmt nachgewiesen worden, dass auch die Mehrzahl der Landkrabben das Ei in der Zoaeaform verlässt.

und obgleich sie geringe Abweichungen in ihrem Bau zeigen, so stellt doch die Krabbenzoaea im ganzen eine wohlausgeprägte Form dar. Unmittelbar nach dem Ausschlüpfen (Fig. 210) hat sie eine ziemlich ovale Gestalt mit langem, deutlich segmentirtem, unter den Thorax eingekrümmtem Abdomen. Der Kopfbrustschild bedeckt den vorderen Körperabschnitt und verlängert sich in einen langen, vorwärts gerichteten Frontaldorn, der zwischen den beiden Augen entspringt, einen langen rückwärts sehenden Dorsalstachel und zwei seitliche Stacheln.

An der Unterfläche des Körpers sitzen die vorderen Anhänge bis zum zweiten Kieferfuss, während die sechs folgenden Brustanhänge entweder ganz fehlen oder nur in sehr rudimentärem Zustand vertreten sind. Das Abdomen entbehrt der Anhänge.

Die vorderen Antennen sind einfach und ungegliedert, aber an der Spitze mit wenigen Riechhaaren (bei *Carcinus maenas* blos zwei) und einer oder zwei Borsten ausgestattet. Das Rudiment des secundären Flagellums erscheint bei sehr jungen Zoaeen an der Innenseite der Antenne (Fig. 223 *At. I*). Die hintere Antenne hat kein Flagellum, ist aber mit einer das Exopodit vertretenden Schuppe (Fig. 223 *At. II ex*) und gewöhnlich mit einem stachelartigen Fortsatz versehen.

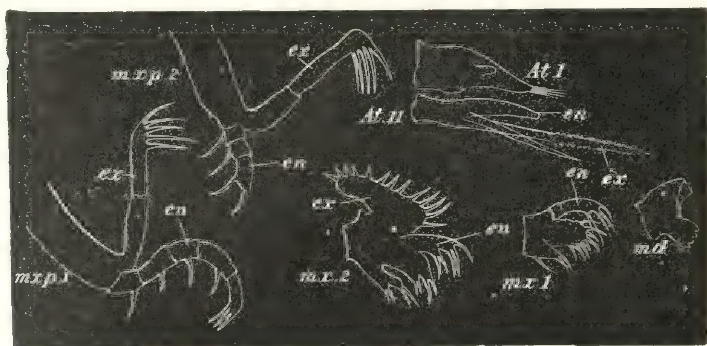


Fig. 223. Die Anhänge einer Krabbenzoaea.
At. I. erste, *At. II.* zweite Antenne; *md.* Mandibel (ohne Palpus); *mx. 1.* erste, *mx. 2.* zweite Maxille; *mxp. 1.* erster, *mxp. 2.* zweiter Kieferfuss.
ex. Exopodit; *en.* Endopodit.

Das Flagellum bildet sich sehr frühe und ist in Fig. 223 *At. II, en* dargestellt. Die Mandibeln *(md)* sind gross, aber ohne Palpus. Die vordere Maxille (*mx. 1*) hat ein kurzes zweigliedriges Endopodit (Palpus) mit einigen Haaren und ein Basalstück mit zwei Laden, von denen die distale grösser ist, beide mit steifen Borsten bewaffnet. Die hintere Maxille besteht aus einer kleinen Athemplatte (Exopodit), einem wie eine doppelte Lade gestalteten Endopodit (Palpus) und zwei Basalstücken, die sich beide in eine doppelte Lade fortsetzen. Die beiden Kieferfüsse *(mxp. 1* und *mxp. 2)* haben die Form und Function von zweiarmigen Ruderfüssen. Das Exopodit ist bei beiden zweigliedrig und am Ende mit langen Borsten versehen; das Endopodit des

vorderen ist fünfgliedrig und lang, das des zweiten dreigliedrig und relativ kurz.

An dem sechsgliedrigen Schwanz hat das zweite Segment gewöhnlich zwei dorsal gerichtete und die drei folgenden je zwei rückwärts gerichtete Dornen. Das Telson oder die Ruderplatte ist anfänglich nicht vom sechsten Segment getrennt; jederseits verlängert es sich in zwei kräftige Gabeläste und an jedem derselben sitzen in der Regel drei Borsten (Fig. 224). Das Herz (Fig. 224, *ht*) liegt unter dem dorsalen Dorn und setzt sich in eine vordere, eine hintere und eine dorsale Aorta fort. Es besitzt nur zwei venöse Ostienpaare.



Fig. 224. Krabbenzoaea nach Entwicklung des dritten Kieferfusses und der Thorakal- und Abdominalanhänge.
*at*¹. erste, *at*². zweite Antenne; *mx*¹. erste, *mx*². zweite Maxille; *mxp*¹, *mxp*², *mxp*³. erster, zweiter und dritter Kieferfuss; *oc*. Auge; *ht*. Herz.

Während des Zoaeastadiums nimmt die Larve rasch an Grösse zu, ihre Anhänge unterliegen ansehnlichen Umgestaltungen und erreichen die volle Decapodenanzahl (Fig. 224). An beiden Antennenpaaren entwickelt sich ein Flagellum zu bedeutender Länge. Vor dem Ende des Zoaeastadiums erscheint an der Mandibel ein kleiner und ungegliederter Palpus. Hinter dem zweiten Kieferfuss tritt bald der dritte *(mxp*³*)* als kleiner zweiästiger Anhang auf und die fünf Gangfüsse werden zu wohlausgebildeten einästigen Gliedmaassen, an denen die Exopoditen fehlen. Am dritten Kieferfuss und den drei darauf folgenden Gangbeinen entwickeln sich Kiemensäcke. Die Abdominalfüsse entstehen als einfache Vorragungen am zweiten bis sechsten Segment.

Endlich wandelt sich die Zoaea mit einer Häutung in eine als *Megalopa* bekannte Form um, welche in Wirklichkeit mit einem anomuren Decapoden nahezu identisch ist. Ein Schizopodenstadium ist nicht vorhanden, was beweist, dass die Entwicklung in vielen Hinsichten erheblich abgekürzt ist. Die wesentlichen Charaktere der Megalopa liegen 1) in dem Zurücktreten der beiden vorderen Kieferfüsse, welche ihre Function als Ruderfüsse aufgeben und ebenso wie

die davor liegenden Anhänge die fertige Form annehmen; 2) in der vollen functionellen Entwicklung der fünf Gangbeine, und 3) in der Reduction des gabligen Telsons zu einer ovalen Schwimmplatte und der Grössenzunahme der Abdominalfüsse, die zu grossen Ruderplatten werden und zugleich kurze Endopoditen bekommen, welche dazu dienen, die Füsse beider Seiten an einander zu befestigen.

Unter Beibehaltung dieser wesentlichen Charaktere können die Megalopaformen doch in einzelnen Fällen bedeutend von einander abweichen. Manchmal (z. B. bei *Carcinus maenas)* sind die Zoaeadornen der jüngsten Megalopa so gross, dass die Larve fast mehr einer Zoaea als einer Megalopa gleicht (SPENCE BATE, No. 470). In anderen Fällen, wie dies z. B. in Fig. 225 dargestellt ist, sind die Zoaeadornen zwar noch vorhanden, aber stark reducirt, und der Kopfbrustschild hat nahezu die fertige Form. In noch anderen Fällen (z. B. bei *Portunus)* werden die Zoaeadornen schon im jüngsten Megalopastadium vollständig abgeworfen.

Von der jüngsten Megalopa bis zum ausgewachsenen Thier findet ein ganz allmählicher Uebergang durch zahlreiche Häutungen statt.

Einige Zoaeaformen der Brachyuren zeigen bedeutende Abweichungen von dem beschriebenen Typus, ganz besonders in der Ausrüstung des Schildes. Mehreren fehlen die Dornen ganz, z. B. *Maja* (COUCH, No. 474) und *Eurynome*. Bei anderen Formen kann der Frontaldorn sehr klein sein oder fehlen *(Inachus* und *Achaeus)*. Der dorsale Dorn kann gleichfalls mangeln und bei einer von DOHRN (No. 478) beschriebenen Form sind ein langer frontaler und zwei Paar laterale, aber kein dorsaler Dorn vorhanden. Dorsale und frontale Dornen können eine enorme Grösse erreichen und am Ende angeschwollen sein (DOHRN). CLAUS hat eine Form als *Pterocaris* beschrieben, bei welcher der Kopfbrustschild lateral in zwei flügelförmige Fortsätze ausgebreitet ist.

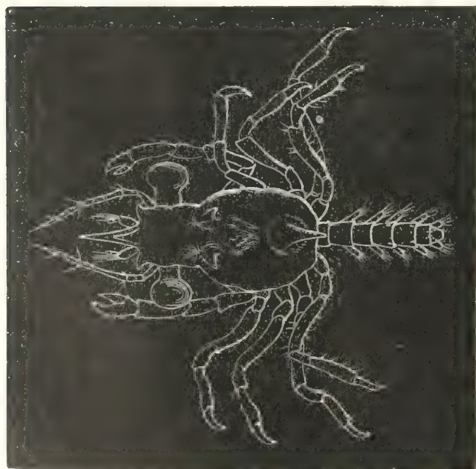


Fig. 225. Megalopastadium einer Krabbenlarve.

Die Zoaea von *Porcellana* bietet im ganzen wohl die merkwürdigsten Eigenthümlichkeiten dar und zwar steht sie, wie nach der systematischen Stellung des Thieres zu erwarten war, in mehreren Hinsichten in der Mitte zwischen den Zoaeen der Macruren und der Brachyuren. Sie

zeichnet sich aus durch die ovale Körperform und den Besitz eines einzigen ungeheuer langen frontalen und zweier hinterer Dornen. Der gewöhnliche dorsale Dorn fehlt. Die Schwanzplatte ist abgerundet und hat den Charakter eines macruren Zoaeaschwanzes, allein der jungen Zoaea fehlt das dritte Kieferfusspaar und die Anhänge sind im allgemeinen brachyurenartig. Ein Megalopastadium ist insofern kaum vertreten, als sich das fertige Thier beinah als eine permanente Megalopa bezeichnen lässt.

Stomatopoda. Die Larvengeschichte der Stomatopoden (*Squilla* etc.) ist leider nicht vollständig erforscht; soviel wir aber aus den Untersuchungen von Fritz Müller (No. 495) und Claus (No. 494) wissen, ist sie von grosser Wichtigkeit. Es kommen wie es scheint zwei Typen vor, welche beide unter den Namen *Erichthus* und *Alima* als erwachsene Formen beschrieben zu werden pflegten.

Die jüngste bekannte Erichthusform ist ungefähr zwei Millimeter lang und zeigt die Charaktere einer etwas abgeänderten Zoaea (Fig. 226). Der Körper zerfällt in drei Theile. Der vordere unsegmentirte Abschnitt, an dem sich die beiden Antennen, die Mandibel und die beiden Maxillen befestigen, bedeckt mit seinem Rückenschild den nächsten mittleren Abschnitt, der aus fünf Segmenten mit je einem Paar zweiästiger Anhänge besteht. Letztere entsprechen den fünf Kieferfüssen des Erwachsenen[1]). Der dahinter folgende Körperabschnitt ist ohne Anhänge. Er setzt sich aus drei kurzen vorderen Segmenten — den drei hintersten Brustsegmenten des Erwachsenen — und einem langen unsegmentirten Schwanz zusammen. Die drei fusslosen Brustsegmente werden auch noch vom Rückenschild überragt. Die beiden Antennenpaare sind einästig und verhältnissmässig kurz. Den Mandibeln fehlen die Palpen wie bei den Phyllopoden und die beiden Maxillen sind klein. Die fünf Kieferfüsse haben den Charakter normaler zweiästiger Zoaeabeine. An der Stirne entspringt ein Paar zusammengesetzter Augen mit kurzen Stielen, welche in den folgenden Stadien länger werden; zwischen ihnen liegt ein medianes Auge. Der Rückenschild befestigt sich dicht hinter diesem Auge und ist wie bei der typischen Zoaea mit einem Frontaldorn versehen, während sich sein Hinterrand in zwei laterale und einen medianen Stachel auszieht. Bei einer Larve von ungefähr drei Millimeter Länge entwickelt sich hinter den drei fusslosen Brustsegmenten ein Paar zweiästiger Anhänge. Es ist das vorderste Abdominalfusspaar (Fig. 226). Der innere Ast des zweiten Kieferfusspaares wird bald bedeutend länger, was bereits seine spätere ansehnliche Grösse und Raubfussform andeutet (Fig. 227, *g*). Wenn die



Fig. 226. Zweites Stadium der Erichthuslarve von *Squilla* mit fünf Kieferfüssen und dem ersten Abdominalfusspaar. (Aus Claus.)

[1]) Diese fünf Kieferfüsse sind die Homologa der drei Kieferfüsse und der beiden vordersten Gangbeine der Decapoden.

Larve nach einer oder zwei Häutungen eine Länge von sechs Millimeter erreicht hat (Fig. 227), so besitzt das Abdomen sechs Segmente (das sechste freilich noch kaum differenzirt), jedes mit einem Paar von Anhängen (die beiden hintersten noch rudimentär), die sich allmählich von vorn nach hinten fortschreitend ausgebildet haben. Die drei hintersten Brustsegmente entbehren immer noch der Gliedmaassen.



Fig. 227. Vorgeschrittene Erichthuslarve von *Squilla* mit fünf Paar Abdominalfüssen. (Aus Claus.)
f. erster, *g*. zweiter Kieferfuss.

An den übrigen Theilen sind inzwischen einige wichtige Veränderungen vor sich gegangen. Beide Antennen haben ein Flagellum erhalten, die Mandibel aber ist noch ohne Taster. Das erste und zweite Kieferfusspaar sind wesentlich umgestaltet. Ihr äusserer Ast (Exopodit) wurde abgeworfen und dafür trat eine Kiemenplatte (Epipodit) als Auswuchs ihres Basalgelenkes auf. Jedes besteht aus sechs Gliedern. Die drei folgenden zweiästigen Anhänge haben ihren bisherigen Charakter behalten, aber erheblich an Grösse abgenommen. In den folgenden Häutungen zeigen sich die merkwürdigsten neuen Züge an den drei hinteren Kieferfüssen, welche verkümmern und entweder vollständig verloren gehen oder zu einfachen ungegliederten Säcken werden (Fig. 228). In dem Stadium, mit welchem der vollkommene Erichthustypus erreicht wird, sind diese drei Anhänge wieder



Fig. 228. Aeltere Erichthuslarve von *Squilla*, deren drei hintere Kieferfüsse sich auf kleine Säcke reducirt haben. (Aus Claus.)

hervorgesprosst und zwar in ihrer bleibenden Gestalt, und jeder ist an seinem Coxalglied mit einem Kiemensack versehen. Hinter ihnen sind auch die drei Gangbeine des Thorax aufgetreten, zuerst als einfache Knospen, die jedoch nachher zweiästig werden. Mit ihrer Entwicklung ist die volle Zahl der bleibenden Anhänge vorhanden.

Die bemerkenswerthesten Punkte in der eben geschilderten Entwicklungsgeschichte sind folgende:

1) Die Brust- und Abdominalsegmente entwickeln sich (ohne Rücksicht auf ihre Anhänge betrachtet) von vorn nach hinten fortschreitend.

2) Die drei hinteren Kieferfüsse entstehen vor den Abdominalfüssen als zweiästige Anhänge, verkümmern aber nachher vollständig, um endlich in bleibender Form wieder hervorzusprossen.

3) Die Abdominalfüsse entwickeln sich von vorn nach hinten und ihre ganze Reihe ist fertig ausgebildet, bevor auch nur eine Spur von den Anhängen der drei hintersten Brustsegmente zu sehen ist. Es sei noch auf den nicht unwichtigen Punkt hingewiesen, dass die Zoaea von *Squilla* ein langgestrecktes vielkammriges und nicht das kurze compacte Herz besitzt, das man in der Regel bei der Zoaea findet.

Die jüngeren Stadien der Alimalarve sind nicht bekannt[1]), aber das erste beobachtete Stadium zeichnet sich dadurch aus, dass es noch keine Spur der drei hintersten Kieferfüsse und der drei folgenden Brustgliedmaassen zeigt. Die hiezu gehörigen Segmente aber sind wohlentwickelt. Der Schwanz hat seine volle Segmentzahl und die normale Ausrüstung mit wohlausgebildeten Ruderfüssen. Die Larve repräsentirt also das Stadium der Erichthuslarve, wo die drei hinteren Kieferfusspaare bereits verkümmert sind; wahrscheinlich gelangen aber diese Anhänge bei der vorliegenden Larvenform überhaupt nie zur Entwicklung.

Abgesehen von diesen Eigenthümlichkeiten gleicht die Alimaform der Larve fast durchaus der Erichthusform.

Nebaliadae. Die Entwicklung von *Nebalia* ist abgekürzt, scheint aber, wie aus Metschnikoff's Abbildungen[2]) zu ersehen ist, wesentlich derjenigen von *Mysis* zu gleichen. Das Abdomen enthält verhältnissmässig wenig Dotter und ist gegen die Bauchfläche des Thorax umgeschlagen. Noch im Ei verläuft ein Naupliusstadium mit drei Anhängen und später ein Stadium mit den Zoaeaanhängen.

Wenn die Larve das Ei verlässt, ist die Mehrzahl ihrer Anhänge ausgebildet, sie wird aber noch von einer Larvenhaut umhüllt und krümmt ihr Abdomen wie *Mysis* nach der Dorsalseite. Schlüpft die Larve schliesslich wirklich aus, so weicht sie nicht mehr erheblich vom Erwachsenen ab.

Cumaceae. Die Entwicklung der Cumaceen läuft vorzugsweise im Ei ab und gleicht, wie Dohrn (No. 496) zeigte, in vielen Punkten derjenigen der Isopoden. Es findet sich ein Rückenorgan und dicht dahinter entsteht eine Falte, welche dem Embryo eine dorsale Krümmung gibt. Beide Erscheinungen sind aber ganz besonders charakteristisch für die Isopoden.

Die Ausbildung der beiden Antennen, der Mandibel, der beiden Maxillen und der sieben folgenden Anhänge findet sehr frühe statt. Der hinter der zweiten Maxille folgende Anhang nimmt die Form eines Gangbeins an und zeigt schon früh den Schizopodencharakter, in beiden Hinsichten von den homologen Anhängen der Isopoden abweichend. Der

[1]) Die Beobachtungen von Brooks (No. 493) machen es wahrscheinlich, dass die Alimalarve das Ei in einer von der jüngsten bekannten Larve nicht sehr abweichenden Form verlässt.

[2]) Seine Arbeit ist leider russisch geschrieben.

Kopfbrustschild beginnt sich in Form eines Paars von Falten in der Kiefergegend zu bilden, wenn die Anhänge noch ganz rudimentär sind. Die Augen entstehen bald darauf jederseits des Kopfes und verschmelzen erst später, um das eigenthümliche mediane sitzende Auge des Erwachsenen zu bilden.

Die beiden Anhänge hinter der zweiten Maxille wandeln sich zu Kieferfüssen um und das Exopodit des ersteren wird zum Hauptast, während bei dem ähnlich aussehenden zweiten Kieferfuss das Exopodit atrophirt und das Endopodit allein zurückbleibt.

Die Larve kriecht aus ohne das letzte Paar der Brust- und ohne die Abdominalgliedmaassen (die sich beim Weibchen überhaupt nie entwickeln), gleicht aber im übrigen ganz dem fertigen Thiere. Noch vor dem Ausschlüpfen ist die dorsale Krümmung in eine ventrale übergegangen und die Larve erhält ein mehr decapodenähnliches Aussehen.

COPEPODA.

Natantia. Die freilebenden Copepoden gehören unzweifelhaft zu den niedrigsten unter den Crustaceen, welche frei beweglich bleiben und nicht eine parasitische Lebensweise führen. Obgleich einige Züge ihrer Anatomie, wie z. B. das häufige Fehlen des Herzens, auf Rechnung einer rückschreitenden Entwicklung gesetzt werden können, so dürfen sie doch auf Grund ihrer Beibehaltung des medianen Stirnauges des Nauplius als einziges Sehorgan [1]), ihrer einfachen zweiästigen Schwimmfüsse und anderer Merkmale als sehr primitive Formen in Anspruch genommen werden, die sich nur wenig von der Hauptrichtung der Crustaceenentwicklung entfernt haben. Sie zeigen uns eine lange Reihe von Uebergangsstufen aus dem Naupliusstadium bis in die fertige Form.

Der Embryo zerfällt noch innerhalb der Eischale durch zwei Einschnürungen in drei Segmente, an denen sich die drei Naupliusanhänge, d. h. die beiden Antennenpaare und die Mandibeln entwickeln. Beim Ausschlüpfen des Embryos hat sich die Spur einer Theilung in Segmente verloren, aber die Larve stellt im vollsten Sinne des Wortes einen typischen Nauplius dar [2]). Es finden sich zwar bei den verschiedenen Gattungen geringe Abweichungen in der Gestalt des Nauplius, seine allgemeine Form und sein Charakter bleiben jedoch sehr constant. Er hat (Fig. 229 *A*) einen ovalen ungegliederten Körper mit drei von der Ventralfläche entspringenden Anhangspaaren. Das vordere *(at 1)* ist einästig und besteht gewöhnlich aus drei Gliedern, welche an ihrer Unterseite Borsten tragen. Die beiden hinteren Anhänge sind zweiästig. Die zweiten Antennen *(at 2)* sind am grössten. Ihr Basalabschnitt (Protopodit) trägt an der

[1]) Die Pontellidae bilden eine Ausnahme von dieser Regel, indem sie ausser mit dem medianen auch mit paarigen seitlichen Augen versehen sind.

[2]) Der Name *Nauplius* wurde von O. Fr. Müller für die Larve von *Cyclops* und verwandten Organismen aufgestellt in der Meinung, dass es ausgewachsene Formen seien.

Innenseite eine mächtige hakenförmige Borste. Der äussere Ast ist lang und vielgliedrig, während der innere nur zwei Glieder besitzt. Die Mandibeln *(md)*, obschon kleiner als die zweiten Antennen, sind doch fast genau gleich gebaut. Bis dahin hat sich noch keine ladenartige Vorragung an ihrem Protopodit ausgebildet. Zwischen den Ursprüngen der ersten Antennen liegt das mediane Auge *(oc)*, das durch Verschmelzung zweier getrennter Hälften entstanden ist. Der Mund liegt ventral in der Mittellinie zwischen den zweiten Antennen und den Mandibeln; er wird von einer unpaaren Oberlippe beschützt. Am Hinterende des Embryos ragen zwei Borsten vor, zwischen denen der After liegt, und manchmal ist an dieser Stelle auch eine schwache Andeutung der späteren Schwanzgabel zu bemerken.

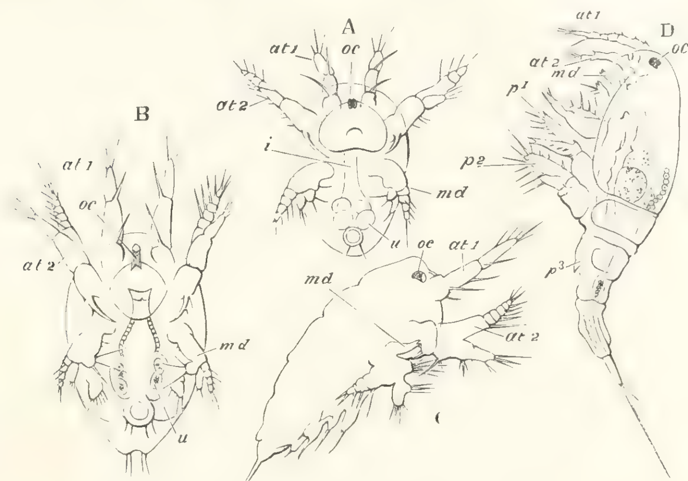


Fig. 229. Vier aufeinanderfolgende Stadien in der Entwicklung von *Cyclops tenuicornis*. (Copie aus BRONN, nach CLAUS.)

A., *B.* und C. Naupliusstadien; *D.* Jüngstes Copepodenstadium. In dieser Figur sind hinter der Mandibel *md* die Maxillen und die beiden Aeste des Kieferfusses zu sehen.

oc. Auge; at^1, at^2. erste, zweite Antenne; *md.* Mandibel; p^1, p^2, p^3. erster, zweiter, dritter Fuss; *u.* excretorische Concretionen im Darmcanal.

Die Larve macht eine Reihe von Häutungen durch, nach denen der Körper jedesmal etwas verlängert ist und noch andere Veränderungen stattgefunden haben. Zuerst kommt hinter den Mandibeln ein Anhangspaar zum Vorschein, das zu den Maxillen wird (Fig. 229 *B*); zu gleicher Zeit entwickelt das Basalglied der Maxillen eine schneidende Lade. Sodann entstehen nach einander drei Paare von Anhängen (Fig. 229 *C*), die sogenannten Kieferfüsse (die Homologa des zweiten Maxillenpaares) und die beiden ersten Brustgliedmaassen. Alle sind, obgleich ganz rudimentär, doch zweiästig. Der Körper streckt sich bedeutend in die Länge und die Schwanzgabel tritt stärker hervor.

Bis zu diesem Stadium haben die Naupliusanhänge ihren primitiven

Charakter fast unverändert bewahrt, nach einigen weiteren Häutungen tritt aber ein plötzlicher Umschlag ein; es entwickelt sich ein Kopfbrustschild und die Larve gleicht im wesentlichen einem ausgewachsenen Copepoden, von dem sie sich eigentlich nur durch die geringere Zahl der Segmente und Anhänge unterscheidet. Im ersten „*Cyclops*"-Stadium ist noch dieselbe Zahl von Anhängen vorhanden wie im letzten Naupliusstadium. Es finden sich ein wohlentwickelter Cephalothorax (Fig. 229 *D*) und vier freie Segmente dahinter. An der Kopfbrustregion befestigen sich die Antennen, Mandibeln und Maxillen, das neue doppelte Paar der Kieferfüsse (von dem ursprünglich einfachen Anhangspaar abstammend) und das erste Paar der Brustgliedmaassen (p^1). Das zweite Paar der letzteren (p^2) sitzt am ersten freien Segment und das Rudiment eines dritten Paares (p^3) ragt am zweiten freien Segment hervor. Die erste Antenne ist um zwei Glieder länger geworden und fährt bei den folgenden Häutungen fort, an Länge zuzunehmen, bis sie den fertigen Zustand erreicht und dann als hauptsächliches Locomotionsorgan dient. Die zweite Antenne ist stark reducirt und hat den einen Ast verloren. Statt der beiden Aeste der Mandibel ist nur noch ein einfacher Taster vorhanden, während die Lade ihre volle Bedeutung erlangt hat. Die Maxillen und die folgenden Anhänge sind erheblich länger geworden. Sie sind sämmtlich zweiästig, obwohl die Aeste bis dahin noch ungegliedert sind. Der ausgewachsene Zustand wird durch eine Anzahl fernerer Häutungen erreicht, wobei neue Segmente und Anhänge hinzutreten, während die bereits vorhandenen neue Glieder bekommen.

Parasita. Die ersten Entwicklungsstufen der parasitischen Copepodenformen gleichen vollständig denen der freien Formen, allein wie nach den eigenthümlich abgeänderten Gestalten der Erwachsenen zu erwarten war, bieten sie eine Menge secundärer Charaktere dar. So viel bekannt ist, hat sich in der Regel eine mehr oder weniger modificirte Naupliuslarve erhalten.

Die Entwicklung von *Achtheres percarum*, einem in der Mundhöhle u. s. w. des gemeinen Barsches schmarotzenden Lernaeopoden, mag als Beispiel für diese Formen gelten. Die Larve verlässt das Ei in Gestalt eines stark vereinfachten Nauplius (Fig. 230 *A*). Derselbe zeigt einen ovalen Körper blos mit den zwei vorderen Paaren der Naupliusanhänge, beide in dem rudimentären Zustand von ungegliederten Fäden. Das gewöhnliche mediane Auge ist vorhanden, ausserdem eine eigenthümliche Sternalpapille mit einem darauf ausmündenden spiraligen Canal, der von gallertigem Material erfüllt ist, welches wahrscheinlich von einer Drüse herstammt, die nach Ausbildung des Ganges verschwindet. Die Function dieses Organs besteht wahrscheinlich darin, später zur Anheftung des Parasiten an seinem Wirth zu dienen. Unter der Haut wird eine Anzahl von Anhängen sichtbar, die nach der ersten Häutung in Thätigkeit treten. Diese findet wenige Stunden nach dem Ausschlüpfen des Nauplius statt und damit geht die Larve aus dem rudimentären Naupliusstadium in einen Zustand über, welcher dem Cyclopsstadium der freien Formen

entspricht (Fig. 230 *B*). In diesem besitzt die Larve einen länglichen Körper mit Kopfbrustschild und vier freien hinteren Segmenten, deren letztes eine Schwanzgabel trägt.

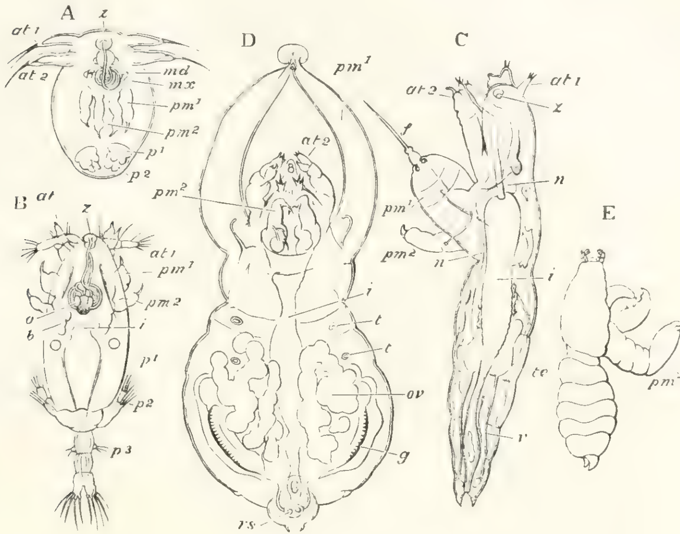


Fig. 230. Successive Entwicklungsstadien von *Achtheres percarum*. (Copie aus Bronn, nach Claus.)
A. Modificirtes Naupliusstadium. *B*. Cyclopsstadium. *C*. Aelteres Stadium des männlichen Embryos. *D*. Geschlechtsreifes Weibchen. *E*. Geschlechtsreifes Männchen.
*at*¹, *at*². erstes, zweites Antennenpaar; *md*. Mandibel; *mx*. Maxille; *pm*¹, *pm*². äusseres, inneres Kieferfusspaar; *p*¹, *p*². erstes, zweites Beinpaar; *z*. Sternalorgan; *i*. Darmcanal; *o*. Larvenauge; *b*. drüsiger Körper; *t*. Tastorgan; *ov*. Eierstock; *f*. aus den verwachsenen Kieferfüssen hervorragende Borste; *g*. Cementdrüse; *rs*. Receptaculum seminis; *n*. Nervensystem; *te*. Hoden; *v*. Vas deferens.

Es sind nun acht Anhangspaare vorhanden, nämlich Antennen (zwei Paare), Mandibeln, Maxillen, Kieferfüsse und drei Paar Schwimmfüsse. Die Naupliusanhänge sind sehr verändert. Die erste Antenne ist dreigliedrig und die zweite zweiästig. Der äussere Ast ist länger und trägt an seinem Ende eine klauenförmige Borste. Dieses Anhangspaar benutzt die Larve, um sich festzuheften. Die Mandibeln sind klein und sitzen an dem rüsselförmigen Mund; auch das einzige Paar Maxillen ist klein und mit Tastern versehen. Die Kieferfüsse (*pm*¹ und *pm*²) sollen nach Claus zuerst einen einfachen zweiästigen Anhang darstellen; bald erscheinen aber zwei gesonderte Gebilde [1]), von denen das äussere und grössere zu dem Organ wird, mittels dessen vorzugsweise sich die Larve festsetzt. Beide sind auf diesem Stadium einfache zweigliedrige Anhänge. Die zwei vorderen Schwimmfusspaare besitzen den typischen Bau und bestehen aus einem Protopodit, das ein ungegliedertes Exo- und Endopodit

[1]) Van Beneden (No. 506) fand bei den von ihm untersuchten Gattungen, dass die beiden Kieferfüsse von Anfang an zwei selbständige Anhangspaare sind.

trägt. Das erste Paar ist noch am Cephalothorax, das zweite *(p^2)* am ersten freien Brustsegment befestigt. Das dritte Paar ist sehr klein und sitzt am zweiten freien Segment. Der Mund liegt am Ende einer Art von Rüssel, der aus Verlängerungen der Ober- und Unterlippe entstanden ist. Der Darmcanal ist ganz einfach und der After öffnet sich zwischen den Zinken der Schwanzgabel.

Es ist wohl möglich, dass zwischen dieses und das nächste bekannte Stadium ein oder mehrere noch unbekannte Stadien fallen. Wie dem auch sei, im nächsten beobachteten Stadium ist die Larve bereits zum Schmarotzer in der Mundhöhle des Barsches geworden und hat eine langgestreckte wurmförmige Gestalt bekommen. Der Körper zerfällt in zwei Abschnitte, einen vordern ungegliederten und einen hintern mit fünf Segmenten, deren vorderstes das erste Brustsegment ist, das im früheren Stadium mit dem Cephalothorax verschmolzen war. Der Schwanz trägt eine rudimentäre Gabel, zwischen deren Schenkeln sich der After öffnet. Die Schwimmfüsse sind verschwunden, ebenso das Auge und der spiralige Gang des embryonalen Frontalorgans. Die äusseren Aeste der beiden Kieferfüsse haben die wichtigste Umgestaltung erfahren, indem sich ihre Enden vereinigt und ein besonderes Organ gebildet haben, von welchem ein ziemlich langer Stachel *(f)* vorragt, mittels dessen sich die Larve in der Mundhöhle oder an den Kiemen ihres Wirthes befestigt. Die Antennen und die Kiefer haben nahezu ihre ausgewachsene Form erreicht. Das Nervensystem besteht aus oberen und unteren Schlundganglien und zwei von den letzteren abgehenden lateralen Stämmen. Schon in diesem Stadium lassen sich Männchen und Weibchen leicht unterscheiden, nicht blos nach gewissen Abweichungen in den rudimentären Geschlechtsorganen, sondern auch daran, dass der äussere Ast der Kieferfüsse beim Weibchen viel länger ist als beim Männchen und weit über den Kopf hinausragt.

Mit der nächsten Häutung wird der fertige Zustand erreicht. Die äusseren Kieferfüsse des Männchens (Fig. 230 *E*, pm^2) trennen sich wieder, während sie beim Weibchen (Fig. 230 *D*) vereinigt bleiben und einen Saugnapf entwickeln. Das Männchen hat nur ein Fünftel der Länge des Weibchens. Das Abdomen ist in beiden Geschlechtern bedeutend reducirt.

Für die Gattungen *Anchorella*, *Lernaeopoda*, *Brachiella* und *Hessia* hat Ed. van Beneden (No. 506) nachgewiesen, dass sich der Embryo, obgleich er im Ei ein Krypto-Nauplinsstadium durchläuft, doch beim Auskriechen bereits im Cyclopsstadium befindet.

Branchiura. Der merkwürdige Schmarotzer *Argulus*, dessen Verwandtschaft mit den Copepoden durch Claus (No. 511) aufgedeckt wurde, schlüpft im Cyclopsstadium aus und hat kein Nauplinsstadium. Er gleicht dann in seiner allgemeinen Form schon durchaus dem Erwachsenen, seine Anhänge dagegen sind so ziemlich die einer typischen Copepodenlarve. Der Körper besteht aus einem Cephalothorax und einem freien hinteren Abschnitt. Der erstere trägt an seiner Unterfläche Antennen (zwei Paare), Mandibeln, Kieferfüsse und das erste Paar der Brustfüsse.

Die erste Antenne ist dreigliedrig und das Basalglied trägt einen Haken. Die zweite ist zweiästig und ihr innerer Ast läuft in einen

Haken aus. Die Mandibel besitzt einen Taster, der aber gänzlich von der Lade getrennt ist [1]). Die Maxille scheint nach Claus ganz zu fehlen.

Es sind die beiden typischen Theile der Kieferfüsse der Copepoden vorhanden, nämlich ein äusserer vorderer grosser Abschnitt und ein innerer hinterer von geringerer Grösse. Das erste Paar der Brustfüsse sitzt wie gewöhnlich bei den Copepoden am Cephalothorax, hat aber nicht den typischen zweiästigen Copepodencharakter. Hinter dem Cephalothorax folgen vier freie Segmente, deren letztes mit einer Gabel endigt. Drei derselben tragen Anhänge, die in diesem jugendlichen Larvenstadium noch rudimentär sind. Auf der Rückenfläche finden sich paarige und ein unpaariges medianes Auge.

Zwischen diesem Larvenstadium und dem fertigen Zustand erfolgt eine grössere Zahl von Häutungen.

CIRRIPEDIA.

Die Larven sämmtlicher Cirripeden verlassen mit nur wenigen Ausnahmen das Ei im Naupliuszustand. Die Nauplii sind aber in den einzelnen Gruppen etwas verschieden und die darauf folgenden Stadien variiren nicht unbeträchtlich.

Es wird am besten sein, nach einander die Larvengeschichte der vier Unterordnungen der Thoracica, Abdominalia, Apoda und Rhizocephala zu behandeln.

Thoracica. Die eben ausgeschlüpften Larven verlassen sofort auch die Eilamellen ihrer Mutter, indem sie durch eine Oeffnung des Mantels in der Nähe des Mundes austreten, während welches Vorgangs die Schale der Mutter offen steht und die Bewegungen der Rankenfüsse aufhören.

Die Larvenstadien beginnen mit einem Nauplius [2]), der, obschon ihm Claus eine völlige Aehnlichkeit mit dem Copepodennauplius zuschreibt (Fig. 231 und 232 *A*), doch unstreitig auch sehr ausgeprägte Eigenthümlichkeiten besitzt und sich in mehrfacher Hinsicht dem Phyllopodennauplius annähert. Im jüngsten Stadium ist er von ungefähr dreieckiger Gestalt und wird von oben durch einen sehr zarten und kaum wahrnehmbaren Rückenschild bedeckt, der sich seitlich in zwei höchst sonderbare kegelförmige Hörner auszieht (Fig. 231, *lh*), die charakteristischsten Gebilde des Cirripedennauplius. Sie stehen mit einer drüsigen Masse in Zusammenhang, deren Secret an ihrer Spitze austritt. Vorne reicht der Rückenschild ebenso weit wie der Körper, hinten aber ragt er etwas darüber hinaus.

[1]) Es ist nicht unmöglich, dass der von Claus für den Mandibulartaster gehaltene Anhang in Wirklichkeit die Maxille ist, die sonst gar nicht vertreten sein würde. Diese Auffassungsweise würde die Anhänge von *Argulus* in viel innigere Uebereinstimmung mit denen der parasitischen Copepoden bringen. Sie ist auch mit dem Vorhandensein von stiletförmigen Maxillen beim Erwachsenen, die Claus entdeckt hat, keineswegs unvereinbar.

[2]) *Alepas squalicola* bildet, wie Koren und Danielssen zeigten, eine Ausnahme von dieser Regel und verlässt das Ei mit sechs Paaren von Anhängen.

Ein unpaariges Auge liegt an der Ventralfläche des Kopfes und unmittelbar dahinter entspringt eine mehr oder weniger umfängliche Oberlippe *(lb)*, welche vielmehr derjenigen der Phyllopoden als der Copepoden gleicht. Es sind sowohl Mund als After vorhanden und das Hinterende des Körpers gabelt sich bei manchen Formen etwas, endigt aber bei anderen, z. B. *Lepas fascicularis*, mit einem langen Stachel. Der vordere der drei Naupliusanhänge *(At^1)* ist einästig, die beiden andern *(At^2 und md)* zweiästig. Von den Protopoditen der letzteren entspringen kräftige Haken wie bei den Copepoden und Phyllopoden. Einige Nauplii, z. B. der von *Balanus*, haben anfangs noch ungegliederte Anhänge, bei andern aber, z. B. *Lepas fascicularis*, ist die Gliederung wohlausgeprägt. Bei letzterer Form ist der freie

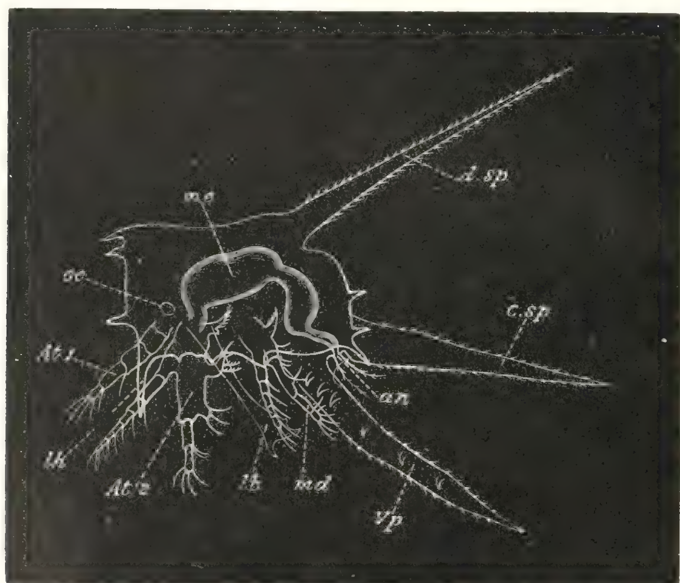


Fig. 231. Naupliuslarve von *Lepas fascicularis*, von der Seite gesehen.
oc. Auge; *At. 1*, *At. 2*. erste, zweite Antenne; *md.* Mandibel; *lb.* Labrum; *an.* After; *me.* Mesenteron; *d.sp.* Rückenstachel; *c.sp.* Schwanzstachel; *Vp.* Bauchstachel; *lh.* laterale Hörner.

Nauplius zuerst in eine Larvenhaut eingehüllt, welche nach einigen Stunden abgeworfen wird. Die Nauplii aller Thoracica machen mehrere Verwandlungen durch, bevor ihre Anhänge an Zahl zunehmen oder die Gliederung des Körpers auftritt. Während dieser Verwandlungen werden sie immer grösser und der hintere Körpertheil — der spätere Brust- und Abdominalabschnitt — nimmt verhältnissmässig an Länge zu. Ausserdem kommen zu beiden Seiten des unpaaren Auges zwei konische Körper zum Vorschein, welche den frontalen Sinnesorganen der Phyllopoden entsprechen. Die

sonstigen Veränderungen aber, welche die einzelnen Larven während ihres Wachsthums erleiden, sind sehr verschiedener Art.

Bei *Balanus* bestehen die Veränderungen hauptsächlich in der vollständigen Gliederung der Anhänge und dem Wachsthum und der weiteren Ausbildung des Rückenschildes, welcher eine etwas abgestumpfte dreieckige Platte mit einer Verbreiterung vorn, zwei sehr langen vorderen Hörnern und zwei kurzen hinteren Stacheln darstellt. Auch der Schwanz zieht sich in einen langen Stachel aus.

Bei *Lepas fascicularis* ist die Aenderung im Aussehen des Nauplius in Folge der bedeutenden Stachelentwicklung an seinem Schild sehr auffällig und verleiht ihm zusammen mit seiner enormen Grösse eine merkwürdige Form. Dohrn (No. 520), welcher ihn zuerst beschrieb, nannte ihn *Archizoaea gigas.*

Der Rückenschild des Nauplius von *Lepas fascicularis* (Fig. 231) wird ungefähr sechseckig und von der Mitte seiner oberen Fläche entspringt ein ungemein langer Stachel (*d.sp*) gleich dem Rückenstachel einer Zoaea. Auch das Hinterende des Schildes verlängert sich zu einem langen Schwanzstachel (*c.sp*) und zwischen ihm und dem Rückenstachel finden sich einige federförmige Fortsätze. Sein Rand ist ausser mit den ursprünglichen Stirnhörnern mit drei grösseren Hörnerpaaren ausgestattet, einem vorderen, einem seitlichen und einem hinteren, wozu noch mehrere kleinere kommen. Alle diese Fortsätze (mit Ausnahme des Rücken- und Schwanzstachels) sind hohl und an der Spitze offen und enthalten gleich den ursprünglichen Stirnhörnern die Ausführgänge von unter dem Schilde liegenden Drüsen. Auf der Unterseite der Larve befindet sich das unpaarige Auge (*oc*), zu dessen beiden Seiten die zweigliedrigen frontalen Sinnesorgane entspringen. Dicht dahinter tritt die mächtige Oberlippe (*lb*) hervor, welche den Mund bedeckt [1]). Zu ihrer Seite liegen die drei Paar Naupliusanhänge, die zwar sehr charakteristisch sind, ohne jedoch besondere Eigenthümlichkeiten darzubieten. Hinten zieht sich der Körper in einen langen ventralen stachelförmigen Fortsatz aus (*Vp*), welcher dem anderer mehr normaler Nauplii homolog ist. An der Basis dieses Fortsatzes erscheinen mit jeder Häutung neue grosse bewegliche paarige Dornen, bis zuletzt sechs Paar vorhanden sind. Sie verleihen dem betreffenden Körperabschnitt ein segmentirtes Aussehen und vielleicht haben ähnliche Gebilde Veranlassung zu dem Anschein einer Gliederung in Spence Bate's Figuren gegeben. Der After liegt an der Rückenseite dieses Bauchfortsatzes, zwischen ihm und dem Schwanzstachel des Rückenschildes. Der Umstand, dass der After diese Lage einnimmt, scheint anzudeuten, dass der ventrale Fortsatz der Schwanzgabel der Copepoden homolog ist, an deren Dorsalseite sich ja so häufig der After öffnet [2]).

[1]) Willemoes-Suhm (No. 530) gibt an, der Mund liege am freien Ende der Oberlippe und der Oesophagus gehe durch dieselbe hindurch. Nach Untersuchung einiger Exemplare dieses Nauplius, welche ich Herrn Moseley verdanke, bin ich geneigt, dies für ein Versehen zu halten, indem Suhm wahrscheinlich eine Furche auf der Aussenfläche der Oberlippe mit dem Oesophagus verwechselt hat.

[2]) Die ausserordentliche Entwicklung der Dornen bei der Larve von *Lepas fascicularis* ist wahrscheinlich als secundäre schützende Anpassung zu erklären und

Aus dem Naupliuszustand gehen die Larven mit einer einzigen Häutung in einen ganz anderen Zustand über, der als *Cypris*stadium bezeichnet wird. Als Vorläufer dieses Stadiums erscheinen schon bei den letzten Naupliushäutungen die Anlagen mehrerer neuer Organe, die bei den verschiedenen Typen mehr oder weniger weit entwickelt sind. In erster Linie entsteht jederseits des medianen Auges ein zusammengesetztes Auge. Sodann tritt hinter den Mandibeln ein viertes Anhangspaar — die ersten Maxillen — und nach innen davon ein Paar kleiner Vorragungen auf, welche vielleicht den zweiten Maxillen entsprechen und das dritte Kieferpaar des Erwachsenen (das man oft als Unterlippe bezeichnet) liefern.

Hinter diesen Anhängen entwickeln sich endlich die Anlagen von sechs Fusspaaren. Unter der Cuticula der ersten Antennen kann man kurz vor der letzten Häutung die viergliedrigen Antennen des Cyprisstadiums mit dem Rudiment einer Scheibe am zweiten Gliede erkennen, mit welcher sich die Larve später festheftet.

Mit dem freien Cyprisstadium, in das nun die Larve übergeht, hat sich eine durchgreifende Metamorphose vollzogen. Das mediane und die paarigen Augen sind vorhanden wie bisher, aber der Rückenschild ist zu einer zweiklappigen Schale geworden, deren Klappen längs ihres dorsalen, vorderen und hinteren Randes unter sich verbunden sind. Ausserdem werden sie durch einen dicht unter dem Munde liegenden Schliessmuskel zusammengehalten. Die seitlichen Hörner persistiren in einigen Ueberresten. Die vorderen Antennen haben die bereits erwähnte Umgestaltung erfahren. Sie sind viergliedrig, die ersten beiden Glieder sehr lang und das zweite mit einer Saugscheibe versehen, in deren Mitte der Ausführgang der sogenannten Antennen- oder Cementdrüse sich öffnet, welche eine an der Ventralseite des vorderen Körperabschnitts liegende körnige Masse darstellt. Dieselbe entstand (Willemoes-Suhm) schon während des Naupliusstadiums in der grossen Oberlippe. Die beiden distalen Antennenglieder sind kurz und das letzte mit Riechhaaren versehen. Die grosse Oberlippe, die zweiten Antennen und die Mandibeln sind verschwunden, aber eine kleine Papille, den Anfang der späteren Mandibeln bildend, hat sich vielleicht schon in der Basis der Naupliusmandibeln entwickelt. Das erste Maxillenpaar ist zu kleinen Papillen geworden, während das zweite wahrscheinlich unverändert bleibt. Die sechs hinteren Gliedmaassenpaare sind als functionirende zweiästige Ruderfüsse hervorgewachsen, die sich aus der Schale hervorstrecken lassen und zur Ortsbewegung der Larve verwendet werden. Sie bestehen aus zwei Basalgliedern und zwei zweigliedrigen Aesten mit Schwimmborsten. Diese Füsse gleichen in der That Copepodenfüssen und bilden den Hauptgrund für die Ansicht von Claus und Anderen, dass Copepoden und Cirripeden nahe verwandt seien. Nach Claus entsprechen sie den fünf Paar Ruderfüssen und den dahinter

steht nicht in genetischem Zusammenhang mit der einigermaassen ähnlichen Stachelbewaffnung der Zoaea.

folgenden Geschlechtsanhängen bei den Copepoden. Zwischen den Schwimmfüssen liegen zarte Chitinlamellen und in den Räumen zwischen diesen entwickeln sich die Rankenfüsse des Erwachsenen. Der ventrale Dornfortsatz des Naupliusstadiums ist viel kleiner, obgleich in der Regel noch dreigliedrig. Nach Festsetzung der Larve verkümmert er vollständig.

Neben der Antennendrüse findet sich nahe der Dorsalseite des Körpers über den Schwimmfüssen eine eigenthümliche paarige Drüsenmasse, deren Ursprung nicht sicher ermittelt ist, die aber vielleicht der Schalendrüse der Entomostraken entspricht. Wahrscheinlich liefert sie in jedem Stadium das Material für die neue Schale [1]).

Das freie Cyprisstadium ist nicht von langer Dauer und die Larve nimmt auch während desselben keine Nahrung zu sich. Darauf folgt das sogenannte Puppenstadium (Fig. 232 *B*), in welchem die Larve festsitzt, während sich unter der Larvenhaut die Organe des Erwachsenen entwickeln. Dieses Stadium verdient seinen Namen durchaus, da es eine Ruheperiode ist, während deren keine Nahrung aufgenommen wird. Die Anheftung wird mittels des Saugnapfes der Antennen bewerkstelligt und die Cementdrüse (*t*) liefert das Material dazu. Nun greift eine rückschreitende Metamorphose der meisten Organe Platz, während zu gleicher Zeit die Entwicklung der neuen und bleibenden Gebilde vor sich geht. Die Augen gehen allmählich verloren, aber das Naupliusauge bleibt obwohl in rudimentärem Zustand bestehen, und die Endglieder der Antennen mit ihren Riechhaaren werden abgeworfen. Die zweiklappige Schale schmilzt gleichzeitig mit den Augen weg, während die darunter liegende Haut als Mantel zurückbleibt. Der Schwanzfortsatz verkümmert. Unterhalb der Schwimmfüsse und zwischen den oben erwähnten Chitinlamellen entstehen die Rankenfüsse, nach deren Ausbildung die Schwimmfüsse abgeworfen und durch erstere ersetzt werden. Bei den Lepadidae, für welche die Metamorphose des Puppenstadiums am genauesten erforscht ist, wächst der vordere Körpertheil mit den Antennen allmählich zu einem langen Stiel aus, in welchen die während des Cypris-

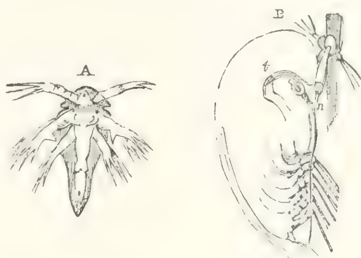


Fig. 232. Larvenformen der Thoracica. (Aus Huxley.)

A. Nauplius von *Balanus balanoides*. (Nach Spence Bate). *B*. Puppenstadium von *Lepas australis*. (Nach Darwin.)

n. Antennenapodemen; *t*. Cementdrüse mit Ausführgang zur Antenne.

[1]) Es herrscht einige Verwirrung in Betreff der Schalendrüse und der Antennendrüse. In der obigen Darstellung habe ich mich Willemoes-Suhm angeschlossen. Claus jedoch hält das, was ich die Antennendrüse genannt habe, für die Schalendrüse und behauptet, sie öffne sich erst in einer späteren Periode in die Antennen. Er beschreibt aber weder ihre Oeffnung noch das Organ, das ich als Schalendrüse bezeichnete, deutlich genug.

stadiums angelegten Ovarien eintreten. An der Basis desselben liegt der vorragende Mund, dessen Anhänge bald eine höhere Ausbildung erreichen als im Cyprisstadium. Vor ihm erhebt sich eine grosse Oberlippe. Auf dem Mantel und unter der Schale werden bei den Lepadidae die provisorischen Klappen der Schale angelegt. Dieselben sind chitinös und zeigen einen gefensterten Bau, weil das Chitin an den Rändern der einzelnen Epidermis-(Hypodermis-)zellen abgelagert wird. Bei den Lepadidae „erscheinen diese Klappen in Gestalt, Grösse und Wachsthumsrichtung als directe Vorläufer der Schalenklappen, die sich später unter ihnen und rings um sie herum entwickeln" (DARWIN, No. 519, p. 129).

Welches auch die Zahl der Schalenstücke beim Erwachsenen sein mag, jedenfalls gehen die provisorischen Klappen nie über fünf hinaus, nämlich die beiden Scuta, die beiden Terga und die Carina. Sie sind verhältnissmässig viel kleiner als die bleibenden Stücke und werden daher durch ansehnliche membranöse Zwischenräume von einander geschieden. Häufig bleiben sie noch lange Zeit auf den dauernden Kalkschalenstücken liegen. Bei den Balanidae sind die Embryonalschalen membranös und überdecken sich nicht, bieten aber auch nicht die eigenthümliche gefensterte Beschaffenheit der ursprünglichen Klappen der Lepadiden dar.

In Zusammenhang mit der Auflösung der Puppenhaut und der Umwandlung der Puppe in die erwachsene Form findet eine bemerkenswerthe Aenderung ihrer Lage statt. Die Puppe liegt mit ihrer Bauchseite parallel der Anheftungsfläche auf derselben auf, während die Längsaxe des jungen Cirripedenkörpers nahezu rechtwinklig auf der Anheftungsfläche steht. Diese Aenderung hängt mit den Häutungen der Antennenapodemen *(n)* zusammen, welche an der Ventralseite hinter dem Stiel eine tiefe Bucht zurücklassen. Die Chitinhaut des Rankenfüsslers geht um das Vorderende dieser Bucht herum; wenn aber die Abstreifung der Puppenhaut eintritt, so wird sie in die Länge gestreckt, indem sich der hintere Theil der Larve dorsalwärts biegt. Diese Krümmung hauptsächlich bedingt den Wechsel in der Lage der Larve.

Gleichzeitig mit der merkwürdigen äusseren Metamorphose, die sich während des Puppenstadiums vollzieht, findet eine Reihe kaum weniger tiefgreifender innerer Veränderungen statt, wie z. B. die Rückbildung der Antennenmuskeln, die Lageveränderung des Magens u. s. w.

Abdominalia. Die Larve der Alcippidae verlässt das Ei als Nauplius und darauf folgt ein Puppenstadium, welches dem der Thoracica durchaus gleicht. Es sind sechs Paar thorakale Schwimmfüsse vorhanden (DARWIN, No. 519). Von diesen behält das erwachsene Thier nur das erste und die drei letzten Paare, wobei sich jenes nach vorn zum Munde hin krümmt. Ausserdem behält der Körper theilweise seine Gliederung und der Mantel sondert keine Kalkschalen ab.

Die sehr abweichende Gattung *Cryptophialus*, deren Entwicklung

Darwin (No. 519) in seinem classischen Werke beschrieben hat, entbehrt eines freien Naupliusstadiums. Der Embryo ist zuerst oval, bekommt aber bald zwei vordere Fortsätze, offenbar das erste Antennenpaar, und eine hintere Vorragung, das Abdomen. In einem späteren Stadium verschwindet die letztere und die Antennenfortsätze, innerhalb deren nun die eigentlichen Antennen sichtbar sind, rücken mehr nach der Bauchseite hin. Sodann geht die Larve in das freie Cyprisstadium über, während dessen sie in der Mantelhöhle ihrer Mutter herumkriecht. Sie wird von einer zweiklappigen Schale umhüllt und die Antennen haben den normalen Rankenfüsserbau. Andere eigentliche Anhänge sind nicht vorhanden, aber hinten sitzen auf dem rudimentären Abdomen drei Borstenpaare. Vorn liegen paarige zusammengesetzte Augen. Während des folgenden Puppenstadiums vollzieht sich die Umwandlung in die fertige Form, dieselbe ist aber nicht im Einzelnen verfolgt worden.

Bei *Kochlorine*, einer von Noll entdeckten (No. 526) und nahe mit *Cryptophialus* verwandten Form, repräsentiren die im Mantel gefundenen Larven offenbar zwei Larvenstadien, welche zweien der von Darwin beschriebenen Larvenstadien ähnlich sind.

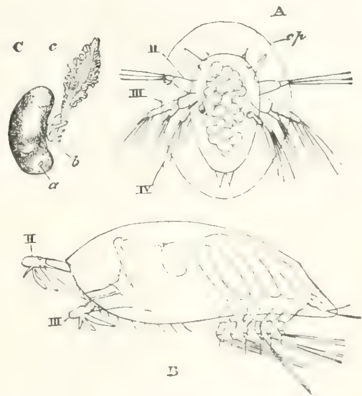


Fig. 233. Entwicklungsstadien von Rhizocephalen. (Aus Huxley, nach Fritz Müller.)

A. Nauplius von *Sacculina purpurea*.
B. Cyprisstadium von *Lernaeodiscus porcellanae*.
C. Ausgewachsener *Peltogaster paguri*.
II, III, IV. Die beiden Antennen und die Mandibeln; *cp.* Rückenschild; *a.* Vorderende des Körpers; *b.* Geschlechtsöffnung; *c.* wurzelförmige Fortsätze.

Rhizocephala. Die Rhizocephalen machen, wie nach ihrer nahen Verwandtschaft mit *Anelasma squalicola* unter den Thoracica zu erwarten war, eine Entwicklung durch, die viel weniger vom Typus der letzteren abweicht als die von *Cryptophialus* und *Kochlorine*.

Sacculina verlässt das Ei als Nauplius (Fig. 233 *A*), der sich vom gewöhnlichen Typus hauptsächlich unterscheidet 1) durch die bedeutende Entwicklung eines ovalen Rückenschildes *(cp)*, welcher weit über den Rand des Körpers hinausragt, aber mit den typischen Sternalhörnern u. s. w. versehen ist, und 2) durch den Mangel eines Mundes. Die Cypris- und Puppenstadien von *Sacculina* und anderen Rhizocephalen (Fig. 233 *B*) decken sich beinah mit denen der Thoracica, nur dass das paarige Auge fehlt. Die Festheftung findet auf die gewohnte Weise statt, aber die nachfolgende Metamorphose führt zum Verlust der Thorakalfüsse und überhaupt zu Rückbildungsvorgängen.

OSTRACODA.

Unsere Kenntniss von der Entwicklung dieser merkwürdigen Gruppe gründet sich ausschliesslich auf die Untersuchungen von CLAUS.

Einige Formen von *Cythere* sind vivipar und bei der marinen *Cypridina* entwickelt sich der Embryo zwischen den Schalenklappen. *Cypris* befestigt ihre Eier an Wasserpflanzen. Ihre Larven sind frei und die Entwicklung ist ziemlich complicirt. Sie läuft mit neun Häutungen ab, die alle von mehr oder weniger wichtigen Veränderungen im Bau der Larve begleitet sind.

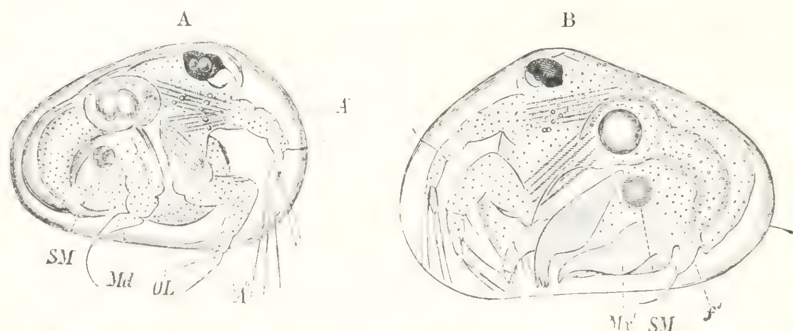


Fig. 234. *A*. Erstes (Nauplius-)Stadium, *B*. Zweites Stadium in der Entwicklung von *Cypris*. (Aus CLAUS.)

A', *A''*. Erste, zweite Antenne; *Md*. Mandibel; *OL*. Oberlippe; *Mx'*. Erste Maxille; *f''*. Erster Fuss.

Im ersten freien Stadium zeigt die Larve den Charakter eines wahren Nauplius mit drei Anhangspaaren (Fig. 234 *A*). Dazu kommen aber einige sehr ausgeprägte secundäre Merkmale. Einmal wird er vollständig von einer wohlausgebildeten zweiklappigen Schale umschlossen, die sich nur in unwesentlichen Punkten von der Schale des Erwachsenen unterscheidet. Auch ein Schliessmuskel (*SM*) für die Schale ist vorhanden. Ferner ist weder der zweite noch der dritte Anhang, obwohl sie zur Locomotion dienen, zweiästig und der dritte besitzt schon ein Rudiment der späteren Mandibellade und endigt mit einer nach vorn gerichteten hakenförmigen Borste. Ueberdies gleicht die erste Antenne ausserordentlich der zweiten und dient gleichfalls zum Vorwärtskriechen. Bei der folgenden Metamorphose wird keine der Antennen wesentlich umgestaltet. Der Nauplius besitzt ein einfaches medianes Auge wie die ausgewachsene *Cypris* und einen vollkommen ausgebildeten Darmcanal.

Das zweite Stadium (Fig. 234 *B*) wird durch die erste Häutung eingeleitet und zeichnet sich vorzugsweise durch das Auftreten zweier neuer Anhangspaare, nämlich des ersten Maxillen- und des ersten Fusspaares aus, während sich die zweiten Maxillen erst später entwickeln. Die ersten erscheinen als blattförmige gebogene Platten (*Mx'*), mehr oder weniger den Phyllopodenanhängen ähnlich (CLAUS), obschon auf dieser Stufe noch eines Exopoditen entbehrend. Das erste Fusspaar (*f''*) endigt mit einer Klaue und dient zum Festheften. Die Mandibeln haben bereits

voll entwickelte Laden und zeigen eigentlich die fertige Form, indem sie aus einer mächtigen gezähnten Lade und einem viergliedrigen Taster bestehen.

Während des dritten und vierten Stadiums erhalten die ersten Maxillen ihre kammförmigen Kiemenplatten (Epipoditen) und vier Laden und im vierten Stadium (Fig. 235 *A*) entstehen auch die zweiten Maxillen *(Mx'')* als ein Paar krummer Platten, ähnlich den ersten Maxillen beim ersten Auftreten. Der Gabelschwanz wird in diesem Stadium durch zwei Borsten angedeutet. Während des fünften Stadiums (Fig. 235 *B*) nimmt die Gliederzahl der ersten Antennen zu, die hinteren Maxillen aber entwickeln eine Lade und werden zu viergliedrigen, mit einem Haken endigenden Gangfüssen. Die Schwanzgabel prägt sich stärker aus.

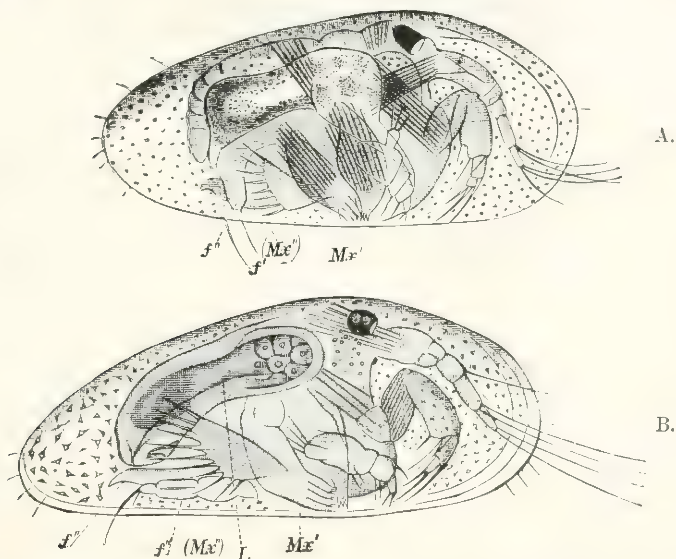


Fig. 235. *A.* Viertes, *B.* Fünftes Stadium in der Entwicklung von *Cypris* (Aus Claus.)
Mx'. erste Maxille; *Mx''* und *f'*. zweite Maxille; *f''*. erstes Fusspaar; *L.* Leber.

Im sechsten Stadium (Fig. 236) wird das zweite und hinterste Fusspaar *(f''')* angelegt und die zweiten Maxillen verlieren ihre Gehfunction und beginnen sich durch die schwächere Gliederung ihres Tasters und die Vergrösserung ihrer Laden zu wahren Kauapparaten umzubilden. Mit dem siebenten Stadium haben eigentlich alle Anhänge ihre bleibende Form erlangt; die zweiten Maxillen bekommen kleine Kiemenplatten und die beiden folgenden Füsse werden gegliedert. Im achten und neunten Stadium entwickeln sich die Geschlechtsorgane zur fertigen Form.

Die Larve von *Cythere* besitzt beim Ausschlüpfen schon die Anlagen sämmtlicher Gliedmaassen, aber der Mandibulartaster fungirt noch

als Gehfuss und die drei Füsse (die zweite Maxille und die beiden nächsten Anhänge) sind noch sehr rudimentär.

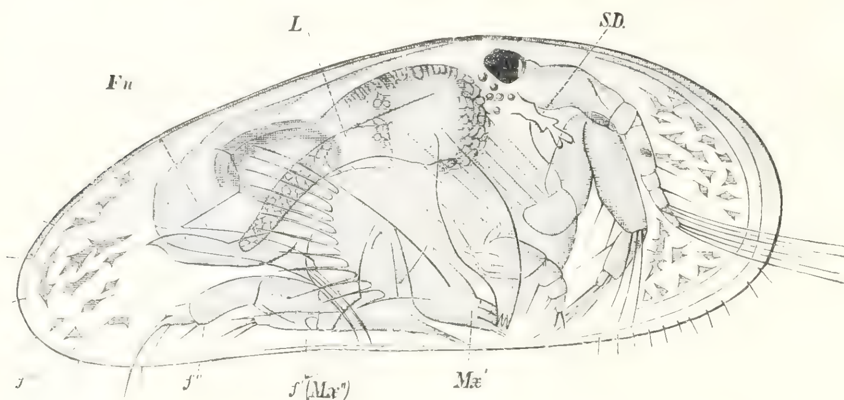


Fig. 236. Sechstes Stadium in der Entwicklung von *Cypris*. (Aus Claus.)
Mx'. erste Maxille; *Mx''* und *f'*. zweite Maxille; *f''*, *f'''*. erstes, zweites Fusspaar; *Fu*. Schwanzgabel; *L*. Leber; *SD*. Schalendrüse.

Die Larven von *Cypridina* endlich schlüpfen in einem Zustand aus, der in jeder Hinsicht dem fertigen gleich ist.

Phylogenie der Crustaceen.

Das classische Werk von Fritz Müller (No. 452) über die Phylogenie der Crustaceen hat lebhaft zum Studium ihrer Larvenformen angeregt und die von ihm gegebene Erklärung dieser Formen bot vielfach Veranlassung zur Kritik und Erörterung. Diese Fragen wurden dann durch Claus in seiner Arbeit (No. 448) um einen wesentlichen Schritt weiter gefördert.

Die Hauptfrage geht nach der Bedeutung des Nauplius. Ist er die Vorfahrenform der Crustaceen, wie Fritz Müller und Claus glauben, oder sind sein constantes Vorkommen und seine Eigenthümlichkeiten einer andern Ursache zuzuschreiben? Nach der letzteren Hypothese möchte Folgendes die plausibelste Erklärung sein. Die Segmente mit ihren Anhängen entwickeln sich bei Arthropoden und Anneliden normaler Weise von vorn nach hinten fortschreitend; daher muss jedes Glied dieser beiden Gruppen nothwendig auch ein Stadium mit nur drei Segmenten durchlaufen, und die Thatsache, dass in der einen Gruppe dieses Stadium oft gerade dann erreicht wird, wenn die Larve ausschlüpft, ist an sich noch kein Beweis dafür, dass der Vorfahre dieser Gruppe überhaupt nur drei Segmente mit ihren Anhängen besessen habe. Diese Erklärung scheint mir innerhalb ihrer Grenzen durchaus zutreffend zu sein: allein wenn sie uns auch der Nothwendigkeit überhebt, anzunehmen, dass die ursprünglichen Crustaceen nur drei Gliedmaassenpaare besassen,

so lässt sie doch verschiedene andere Eigenthümlichkeiten des Nauplius unaufgeklärt [1]). Die wichtigsten darunter sind folgende:

1) Dass die Mandibeln die Form von zweiästigen Ruderfüssen haben und mit einer Lade versehen sind.

2) Dass die zweiten Antennen zweiästige Ruderfüsse mit einem zum Kauen dienenden Haken darstellen und vom unteren Schlundganglion innervirt werden (?).

3) Dass der Körper keine Gliederung zeigt — was um so auffallender ist, als der Körper des Embryos häufig, kurz bevor er das Naupliusstadium erreicht, in drei Segmente getheilt erscheint, z. B. bei Copepoden und Cirripeden.

4) Der Mangel eines Herzens.

5) Das Vorhandensein eines einfachen medianen Auges als einziges Sehorgan.

Von diesen Punkten dürften sich der erste, zweite und fünfte nur phylogenetisch erklären lassen, während es, was den Mangel des Herzens betrifft, sehr unwahrscheinlich ist, dass die Crustaceenvorfahren gar kein Centralorgan der Circulation besessen hätten. Lässt man die obige Darlegung gelten, so scheint daraus zu folgen, dass der Nauplius zwar in gewissem Sinne eine Vorfahrenform ist, dass er aber, während er ohne Zweifel seine drei vorderen Anhangspaare ähnlich denen der gegenwärtigen Nauplii besass, vielleicht auch noch hinten einen segmentirten Körper mit einfachen zweiästigen Anhängen hatte. Auch ein Herz und ein Kopfbrustschild mögen vorhanden gewesen sein, obgleich der letztere zweifelhaft ist. Jedenfalls war ein medianes einfaches Auge vorhanden, aber es ist schwer zu sagen, ob daneben auch paarige zusammengesetzte Augen bestanden oder nicht. Der Schwanz endigte mit einer Gabel, zwischen deren Zinken sich der After öffnete, und der Mund wurde von einer grossen Oberlippe beschützt. Im allgemeinen möchte sich wohl herausstellen, dass die ursprünglichsten Crustaceen mehr einer *Apus*larve auf dem Stadium, welches dem Verschwinden der Naupliuscharaktere an den Gliedmaassen unmittelbar vorausgeht (Fig. 208 *B*), oder einer *Cyclops*-larve kurz vor dem Cyclopsstadium (Fig. 229) als dem ersten Nauplius beider Formen ähnlich waren.

Wenn man einmal die Existenz eines derartig reconstruirten Naupliusvorfahren zugibt, so handelt es sich nun zunächst darum, das Verhältniss der verschiedenen Crustaceengruppen zum Nauplius zu bestimmen. Stammen dieselben direct vom Nauplius ab oder haben sie sich in einer späteren Periode erst von einem Hauptstamme abgezweigt? Es ist heute kaum möglich, eine bestimmte und genügende Antwort auf diese Frage zu geben, welche für jede Gruppe besonders behandelt werden muss, aber soviel lässt sich wohl ruhig festhalten, dass die gegenwärtigen Phyllopoden zu einer Gruppe gehören, welche früher viel grösser war und die am meisten centrale Stellung unter allen Crustaceenordnungen einnahm und welche auch im Bau des zweiten Antennenpaares u. s. w. am getreusten die Naupliuscharaktere bewahrt hat. Diese von CLAUS und

[1]) Ueber die Charaktere des Nauplius siehe S. 435.

DOHRN getheilte Ansicht scheint überdies mit sämmtlichen palaeontologischen wie morphologischen Thatsachen, die wir kennen, in Einklang zu stehen. CLAUS dehnt diese Ansicht sogar noch weiter aus und glaubt, dass die späteren Naupliusstadien der verschiedenen Entomostrakengruppen sowie der Malacostraken (*Penaeus*larve) eine unzweifelhafte Phyllopodenverwandtschaft verriethen. Er postulirt daher eine alte *Protophyllopoden*form, die ziemlich genau mit dem oben reconstruirten Nauplius übereinstimmt und von der, wie er glaubt, alle übrigen Crustaceengruppen abzuleiten sind.

Es liegt nicht im Plane dieses Werkes, alle die Schwierigkeiten ausführlich zu erörtern, welche in Zusammenhang mit der Frage nach dem Ursprung und den Verwandtschaftsverhältnissen der verschiedenen Gruppen auftauchen: ich beschränke mich hier vielmehr auf einige wenige Bemerkungen, die sich von selbst aus den obigen Entwicklungsgeschichten ergeben.

Malacostraca. Versuchen wir an der Hand des vorliegenden Materials die Vorfahrengeschichte der Malacostraken wieder herzustellen, so können wir die Larvengeschichte aller der Typen, welche das Ei in beinahe fertiger Form verlassen, gänzlich übergehen und uns nur auf jene Typen beschränken, bei denen sich die Larvenentwicklung am vollständigsten erhalten hat.

In dieser Hinsicht sind drei Formen von besonderem Werth, nämlich *Euphausia*, *Penaeus* und *Squilla*. Aus der bereits beschriebenen Entwicklungsgeschichte dieser Typen ergibt sich, dass bei den Decapoden vier Stadien (CLAUS) in den am vollständigsten erhaltenen Larvengeschichten zu unterscheiden sind:

1) Ein Naupliusstadium mit den gewöhnlichen Naupliuscharakteren.

2) Ein Protozoaeastadium, in welchem hinter den Naupliusanhängen die Maxillen und das erste Kieferfusspaar entstehen, während der Schwanz noch ungegliedert bleibt. Dieses Stadium ist verhältnissmässig selten erhalten und gewöhnlich nicht scharf ausgeprägt.

3) Ein Zoaeastadium, dessen wesentliche Züge bereits eingehend besprochen wurden (s. S. 440). CLAUS unterscheidet drei mehr oder weniger deutlich abgegrenzte Zoaeatypen: a) Denjenigen von *Penaeus*, in welchem die Anhänge bis zum dritten Kieferfusspaar ausgebildet und Thorax und Abdomen gegliedert sind, ersterer jedoch noch sehr kurz ist. Das Herz ist oval und hat nur ein Ostienpaar. Von diesem Typus stammen, wie CLAUS annimmt, die Zoaeaformen der übrigen Decapoden ab. b) Denjenigen von *Euphausia* mit nur einem Paar Kieferfüssen, die kurz und Phyllopoden-ähnlich sind. Das ovale Herz hat ein Ostienpaar. c) Denjenigen von *Squilla* mit langgestrecktem vielkammerigem Herzen, zwei Kieferfusspaaren und vollständig functionirenden Abdominalanhängen.

4) Ein *Mysis*stadium, das sich nur bei den Larven der Macruren unter den Decapoden findet.

Die zu erledigenden embryologischen Fragen betreffen die Bedeutung dieser Stadien. Entsprechen sie ähnlichen Stadien in der wirklichen Entwicklung der gegenwärtigen Typen oder sind ihre Charaktere erst secundär im Larvenleben erworben worden?

In Betreff des ersten Stadiums wurde diese Frage bereits erörtert und der Schluss daraus gezogen, dass der Nauplius in stark abgeänderter Form einen Vorfahrentypus repräsentirt. Auch bezüglich des vierten Stadiums kann kein Zweifel sein, dass es dieselbe Bedeutung hat, wenn man bedenkt, dass es fast die genaue Wiederholung einer thatsächlich existirenden Form ist.

Das zweite Stadium ist offenbar nur als embryologische Vorbereitung auf das dritte zu betrachten und nur dieses dritte bietet die eigentliche Schwierigkeit dar.

Die natürlichste Ansicht ist die, dass dieses Stadium gleich den übrigen den Werth einer Vorfahrenform hat — eine Ansicht, welche Fritz Müller zuerst ausgesprochen und Dohrn mit neuen Gründen unterstützt hat. Eine gegensätzliche Stellung dazu nahm Claus ein, welcher die Frage sehr geschickt und ausführlich behandelte und nachwies, dass mehrere von Fritz Müller's Sätzen unhaltbar sind. Obgleich nun Claus' Ansicht bedeutendes Gewicht beizulegen ist, so lassen sich doch vielleicht einige seiner Einwürfe zurückweisen. Unser Standpunkt dürfte sich am leichtesten durch Hervorhebung der wichtigsten Punkte, die Claus gegen Fritz Müller geltend macht, kennzeichnen lassen.

Vor allem ist die wichtige Frage zu erledigen, ob sich die Malacostraken schon sehr frühe von der Naupliuswurzel oder erst später in der Geschichte der Crustaceen vom Phyllopodenstamm abgezweigt haben. Hierüber bringt Claus[1]) eine Besprechung, aus der mir ganz unwiderleglich hervorzugehen scheint, dass die Malacostraken von einem späteren Protophyllopodentypus abstammen, und dieser Ansicht schliesst sich auch Dohrn an. Die Phyllopoden haben so viele Charaktere (welche dem Nauplius nicht zukommen) mit den Malacostraken oder ihren Larvenformen gemein, dass man unmöglich annehmen kann, sie seien alle in beiden Gruppen unabhängig von einander entstanden. Die wichtigsten darunter sind folgende:

1) Die zusammengesetzten Augen, die in beiden Ordnungen so häufig gestielt sind.

2) Der Mangel eines Tasters an der Mandibel, ein sehr bezeichnendes Merkmal der Zoaea sowohl als der Phyllopoden.

3) Der Besitz eines Paares frontaler Sinnesorgane.

4) Der Phyllopodencharakter mehrerer Anhänge. Vergl. das erste Kieferfusspaar der *Euphausia*-Zoaea.

[1]) Claus sagt von den verschiedenen Crustaceengruppen, sie seien einer Protophyllopodenform entsprungen, und man möchte danach annehmen, er sei der Meinung, dass sie sich alle von derselben Urform abgezweigt hätten. Aus seiner weiteren Darstellung ergibt sich jedoch deutlich, dass seiner Ansicht nach der Protophyllopodentypus, von welchem die Malacostraken entsprangen, den lebenden Phyllopoden viel ähnlicher war als jener, aus welchem die Entomostrakengruppen hervorgingen. Immerhin ist es nicht ganz leicht, sich über seine Stellung in dieser Frage ein sicheres Urtheil zu bilden, da er angibt (p. 77), dass die Malacostraken und die Copepoden von einer ähnlichen Form abstammten, welche in ihrer Entwicklung durch das Protozoaea- und das erste Cyclopsstadium repräsentirt sei. Wenn ich ihn jedoch richtig verstehe, so hält er doch nicht dafür, dass die Protozoaea das Protophyllopodenstadium sei, von dem sich die Malacostraken abgezweigt hätten, sondern er meint (p. 71), dass sie überhaupt keine Vorfahrenform darstelle.

5) Die Kiemensäcke (Epipoditen) auf zahlreichen Anhängen [1]).

In Zusammenhang mit diesen Punkten, denen sich noch andere beifügen liessen, sucht nun CLAUS zu zeigen, dass *Nebalia* als ein Typus zu betrachten sei, welcher die Mitte zwischen den Phyllopoden und Malacostraken einnehme. Diese Ansicht scheint recht gut begründet zu sein und spricht, wenn sie richtig ist, zu Gunsten des Phyllopodenursprungs der Malacostraken. Will man den Protophyllopodenursprung derselben annehmen, so ist klar, dass die Vorfahrenformen der Malacostraken ihre Segmente regelmässig von vorn nach hinten entwickelt haben und mit ziemlich gleichen Anhängen an allen Segmenten ausgestattet gewesen sein müssen. Dies ist jedoch bei den gegenwärtigen Malacostraken keineswegs der Fall, FRITZ MÜLLER beginnt vielmehr seine Zusammenfassung der Zoaeacharaktere mit folgenden Worten [2]): „Der Mittelkörper mit seinen Anhängen, jenen fünf Fusspaaren, welchen diese Thiere ihren Namen verdanken, fehlt entweder vollständig oder ist kaum angedeutet." Er betrachtet dies als einen Vorfahrencharakter der Malacostraken und ist der Meinung, dass ihr Thorax für eine spätere Erwerbung zu halten sei als der Kopf oder das Abdomen. CLAUS entgegnet hierauf, dass bei den meisten primitiven Zoaeen, d. h. bei den bereits als Typen bezeichneten, die thorakalen und abdominalen Segmente sich in der That in regelmässiger Folge von vorn nach hinten entwickeln, und er zieht daraus den Schluss, dass die späte Ausbildung des Thorax bei den meisten Zoaeen secundär und nicht eine Phyllopodeneigenthümlichkeit sei.

Dies sind die wesentlichsten Gründe, welche CLAUS dagegen anführt, dass die Zoaea für die Vorfahrengeschichte irgendwelche Bedeutung habe. Seine Ansicht über den Werth der Zoaea lässt sich aus folgender Stelle entnehmen. Nachdem er dargelegt, dass keine der gegenwärtigen Zoaeaformen als ausgewachsenes Thier existiren könnte, sagt er: — „Viel wahrscheinlicher ist es, dass der Process der Abänderung der Metamorphose, welche der Malacostrakenstamm im Laufe der Zeit und in Zusammenhang mit der Abzweigung der jüngeren Malacostrakengruppen erlitt, secundär zu den drei verschiedenen Zoaeabildungen führte, wozu wahrscheinlich noch spätere Modificationen hinzukamen, wie z. B. bei der Jugendform der Cumaceen. Wir könnten mit demselben Rechte annehmen, dass fertige Insecten in der Form von Raupen oder Puppen existirten, wie dass die Urform der Malacostraken eine Protozoaea oder Zoaea gewesen sei."

Lässt man die beiden Hauptsätze von CLAUS gelten, nämlich, dass die Malacostraken von Protophyllopoden abstammen und dass sich die Segmente bei den ältesten Vorfahren von vorn nach hinten entwickelten, so ist es deshalb doch nicht unmöglich, dass nicht eine secundäre, spätere Vorfahrenform mit rückgebildetem Thorax existirt haben könnte. Diese Reduction war vielleicht nur partiell, so dass der Zoaeavorfahre folgende Gestalt besessen haben mag: Grosser Cephalothorax und wohlentwickelter

[1]) CLAUS scheint es für zweifelhaft zu halten, ob die Malacostrakenkiemen mit den Kiemensäcken der Phyllopoden vergleichbar seien.

[2]) „*Für Darwin*", p. 49.

Schwanz (?) mit Ruderanhängen. Die Gliedmaassen bis zum zweiten Kieferfusspaar vollständig ausgebildet, der Thorax aber sehr unvollkommen und nur mit zarten blattförmigen Anhängen versehen, die nicht über den Rand des Kopfbrustschildes hinausragten.

Nach einer anderen Hypothese, für die sich vielleicht noch mehr sagen lässt, fand sich in der Vorfahrenreihe ein wahres Zoaeastadium, in welchem die Brustanhänge ganz verkümmert waren. Claus behauptet zwar, die Zoaeaform mit verkümmertem Thorax sei nur eine Larvenform, er wird aber wohl zugeben, dass sie ihre Larvencharaktere erworben hat, um besser schwimmen zu können. Räumt man aber dieses ein, so ist nicht recht verständlich, warum nicht auch ein wirkliches Glied der Vorfahrenreihe der Crustaceen die Zoaeaeigenthümlichkeiten entwickelt haben könnte, als es die mit den schlammigen Aufenthaltsorten der Phyllopodenvorfahren verbundenen Gewohnheiten aufgab und eine freischwimmende Lebensweise annahm. Diese Auffassung, welche zu der Annahme führt, dass die fünf (oder sechs, mit Einschluss der dritten Kieferfüsse) Brustanhänge viele Generationen hindurch beim Erwachsenen verloren gegangen seien (denn bei der Larve können sie sich ja immerhin erhalten haben), um in einer späteren Zeit beim fertigen Thiere wieder aufzutreten, mag einem auf den ersten Blick allerdings sehr unwahrscheinlich vorkommen, allein es gibt einige thatsächliche Erscheinungen, besonders in der Larvengeschichte der Stomatopoden, welche nach dieser Hypothese ganz ungezwungen erklärt werden können.

Solche Erscheinungen sind das vollständige Verlorengehen von Anhängen während der Entwicklung und ihr späteres Wiederauftreten. Am schlagendsten sind folgende beiden Fälle.

1) In der Erichthusform der *Squilla*larve werden die dem dritten Kieferfusspaar und den beiden ersten Gangbeinpaaren der Decapoden entsprechenden Anhänge im Protozoaeastadium ausgebildet, um jedoch im Zoaeastadium vollständig zu verkümmern und erst später wieder zu erscheinen.

2) An der Larve von *Sergestes* atrophiren beim Uebergang aus dem Acanthosoma- (Mysis-) in das Mastigopusstadium die beiden hintersten Brustanhänge und entwickeln sich später wieder.

Beide Fälle vereinigen sich offenbar sehr gut mit der Ansicht, dass es in der Geschichte der Malacostraken wirklich eine Periode gab, in der die Vorfahren der gegenwärtigen Formen ohne jene Anhänge waren, welche bei diesen Larvenformen verkümmern und sich von neuem entwickeln. Claus' Hypothese dagegen liefert für diese merkwürdigen Fälle keine Erklärung.

Man könnte jedoch immerhin behaupten, das Verschwinden und Wiederauftreten der Anhänge in diesen Fällen habe keine Bedeutung für die Vorfahrengeschichte, und in der That spricht die Verkümmerung des ersten Kieferfusspaares und die Verkleinerung einiger anderer Anhänge bei den Loricaten zu Gunsten dieser Erklärung. Aehnliche Beispiele vom Abortiren und Wiedererscheinen von Anhängen, die sich nicht auf die oben versuchte Weise erklären lassen, bieten die Milben und auch die Insecten, z. B. die Bienen.

Anderseits aber liegt ein beinah unanfechtbarer Hinweis darauf, dass der Verlust der Anhänge bei *Sergestes* wirklich die ihm zugeschriebene Bedeutung hat, darin, dass bei dem verwandten Genus *Leucifer* die fraglichen beiden Anhänge im fertigen Zustand in der That fehlen, so dass sich also das Stadium mit dem Mangel dieser Anhänge in der ausgewachsenen Form dauernd erhält. Und der Mangel des Mandibulartasters bei allen Zoaeaformen, seine thatsächliche Rückbildung bei der *Penaeus*zoaea und sein durchgreifendes Wiederauftreten bei den ausgewachsenen Malacostraken sind Erscheinungen, welche die obige Auffassung nur unterstützen können. Der Mandibulartaster ist bei den Phyllopoden definitiv verschwunden, was deutlich beweist, dass sein Fehlen im Zoaeastadium auf der Beibehaltung einer Eigenthümlichkeit der Vorfahren beruht und sein Wiederauftreten im erwachsenen Zustande erst ein späteres Ereigniss in der Geschichte der Malacostraken sein kann.

Die Hauptschwierigkeit dieser Ansicht liegt offenbar in dem Wiederauftreten der Brustfüsse, nachdem sie eine bestimmte Anzahl von Generationen hindurch verschwunden gewesen waren. Die Möglichkeit eines solchen Vorkommnisses scheint mir jedoch durch das Verhalten des Mandibulartasters deutlich bewiesen zu sein, den die Malacostraken unzweifelhaft von neuem erworben haben, und ebenso durch das oben erwähnte Verhalten der beiden letzten Brustanhänge bei *Sergestes*. Die ebengenannte Schwierigkeit lässt sich überdies durch die Annahme vermindern, dass die Larven der Zoaeavorfahren stets die fraglichen Anhänge entwickelten. Dieselben mochten dann wohl bei einer besonderen Zoaeaform zuerst nur theilweise verkümmern und dann allmählich wieder in Function treten, weshalb sich dann, als sich aus der Zoaea eine Form mit functionirenden Brustgliedmaassen entwickelte, in der Larvengeschichte der letzteren zeigen musste, dass die Anhänge in den der Zoaea vorausgehenden Larvenstadien auftreten, im Zoaeastadium theilweise wieder verschwinden und beim Erwachsenen abermals zum Vorschein kommen. Von diesem Verhalten wäre es dann nicht schwierig, zu einem anderen überzugehen, wo die Entwicklung der Brustgliedmaassen ganz bis nach Ablauf des Zoaeastadiums verschoben wäre.

Die allgemeinen Gründe zu Gunsten der Annahme, dass ein Zoaeavorfahre mit theilweise oder ganz verschwundenen Brustanhängen wirklich früher existirt hat, scheinen mir sehr gewichtig zu sein. Bei allen Malacostraken, bei denen die Larve das Ei in noch unvollkommenem Zustand verlässt, findet sich ein wahres Zoaeastadium. Dass die Formen dieser Zoaeen erheblich von einander abweichen, liess sich nicht anders erwarten, wenn man bedenkt, dass sie ein freies Dasein führen und den Einwirkungen der natürlichen Zuchtwahl offen stehen, und es ist sehr wahrscheinlich, dass keine der gegenwärtig lebenden Formen ihrem Vorfahren genau gleicht. Die Stachelfortsätze ihres Schildes, die so vielfach variiren, haben sich wohl ursprünglich, wie Fritz Müller vermuthet, als Vertheidigungsmittel entwickelt. Der einfache Bau des Herzens bei den meisten Zoaeaformen — so sehr von dem der Phyllopoden abweichend — macht einige Schwierigkeit, allein die Verkürzung des Herzens wenigstens ist höchst wahrscheinlich nur eine secundäre Ab-

änderung, während die *Squilla*zoaea den ursprünglichen Zustand bewahrt hat. Jedenfalls ist diese Schwierigkeit für die Hypothese, dass die Zoaea eine Vorfahrenform sei, nicht grösser als für die andere, dass sie blos eine Larvenerscheinung darstelle.

Die Punkte aber, in denen die mannichfaltigen Typen der Zoaea mit einander übereinstimmen, in der Anzahl und dem Bau der Anhänge, in der Form des Abdomens u. s. w., sind meiner Ansicht nach zu auffallend, als dass sie sich auf die von Claus vorgeschlagene Weise erklären liessen. Es ist sehr unwahrscheinlich, dass sich eine von einem Malacostrakenvorfahren erst erworbene Eigenthümlichkeit der Form so beharrlich und in so vielen Gruppen erhalten haben sollte[1]) — beharrlicher sogar als unzweifelhaft von den Vorfahren ererbte Formen, wie z. B. die von *Mysis* — und noch viel merkwürdiger wäre es, wenn sich eine Zoaeaform zwei- oder mehrmals selbständig entwickelt hätte.

Wir sind vielleicht noch nicht im Besitz genügender Grundlagen, um die Charaktere des Zoaeavorfahren wieder zu ermitteln, wahrscheinlich aber war er mit den vorderen Anhängen bis zum zweiten Kieferfusspaar und (?) mit abdominalen Schwimmfüssen versehen. Das Herz kann sehr wohl mehrkammerig gewesen sein. Ob an den Kieferfüssen und den Abdominalanhängen Kiemensäcke sassen, lässt sich, wie ich glaube, nicht entscheiden. Der Schild und die allgemeine Form waren wohl dieselben wie bei den gegenwärtigen Zoaeen. Es muss unausgemacht bleiben, ob die sechs hintersten Brustanhänge ganz fehlten oder nur von sehr geringer Grösse waren.

Im ganzen dürfen wir es also für wahrscheinlich halten, dass die Malacostraken von Protophyllopodenformen abstammen, bei denen mit der Annahme einer schwimmenden Lebensweise sechs Anhänge der mittleren Körperregion kleiner wurden oder ganz verschwanden, während sie selbst eine Zoaeaform erlangten, und dass sich die verlorenen Anhänge erst später bei den Abkömmlingen dieser Formen wieder entwickelten und schliesslich zu den vorzugsweise typischen Anhängen der ganzen Gruppe wurden.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der verschiedenen Malacostrakenabtheilungen bilden einen allzu schwierigen Gegenstand, um sie hier zu erörtern; es ist mir aber sehr wahrscheinlich, dass ausser den Gruppen mit Zoaeastadium auch die Edriophthalmen und Cumaceen postzoaeale Formen sind, welche das Zoaeastadium verloren haben. *Nebalia* jedoch dürfte als eine praezoaeale Form zu betrachten sein, die sich bis heute erhalten hat, und gerade hier vermöchte man sich ganz leicht vorzustellen, dass ihre acht dünnen Brustsegmente mit den kleinen phyllopodenähnlichen Füssen beinah vollständig verkümmern könnten.

Copepoda. Die Copepoden haben sich offenbar sehr früh schon vom Hauptstamm abgezweigt, wie ihre einfachen zweiästigen Füsse und

[1]) Eine secundäre Larvenform hat weniger Aussicht, in der Entwicklung wiederholt zu werden, als ein ausgewachsenes Stadium der Vorfahren, weil stets ein lebhaftes Streben besteht, die erstere, die ja nur ein secundär in die Kette eingeschobenes Glied darstellt, wieder zu beseitigen, sobald Rückschläge in den ursprünglichen Entwicklungstypus vorkommen.

die Beibehaltung des medianen Auges als einziges Sehorgan beweisen. Man könnte zwar einwenden, sie hätten das Auge durch Rückbildungsvorgänge verloren, und die Pontellidae und *Argulus* würden sich wohl zu Gunsten dieser Ansicht anführen lassen. Es ist jedoch mehr als zweifelhaft, ob die seitlichen Augen der Pontelliden mit dem zusammengesetzten Phyllopodenauge etwas zu thun haben, und die Verwandtschaftsverhältnisse von *Argulus* sind noch im Ungewissen. Ausserdem wäre es ein grosses Paradoxon, wenn in einer grossen Crustaceengruppe die seitlichen Augen gerade nur bei einer parasitischen Form *(Argulus)* sich erhalten hätten, bei allen freien Formen aber verloren gegangen wären.

Cirripedia. Claus hält die Cirripeden für Angehörige desselben Stammes wie die Copepoden. Dieser Standpunkt scheint mir aber durch ihre Larvengeschichte nicht hinlänglich begründet zu sein. Der Nauplius unterscheidet sich sehr bedeutend von dem der Copepoden und dies gilt noch mehr vom Cyprisstadium. Claus hebt zur Stütze seiner Ansicht hauptsächlich die Copepoden-ähnlichen Anhänge dieses Stadiums hervor, allein diese Form der Anhänge war wohl überhaupt sehr primitiv und allgemein und ihre Zahl (mit Ausserachtlassung des zweifelhaften Falles von *Cryptophialus)* entspricht nicht derjenigen der Copepoden. Anderseits bereiten auch die paarigen Augen und die zweiklappige Schale der Ansicht von Claus grosse Schwierigkeiten. Es ist klar, dass das Cyprisstadium mehr oder weniger genau eine Vorfahrenform der Cirripeden repräsentirt und dass sowohl die zweiklappige Schale als die zusammengesetzten Augen Vorfahrencharaktere sind. Diese scheinen aber mit einer Copepodenverwandtschaft unvereinbar zu sein; sie weisen vielmehr deutlich auf die directe Abkunft der Cirripeden von einer alten zweischaligen Phyllopodenform hin.

Ostracoda. Für die Ostracoden ist gleichfalls ein selbständiger Ursprung vom Hauptstamm der Crustaceen wahrscheinlich. Claus hebt hervor, dass die Ostracoden eine keineswegs einfache Organisation besitzen, und schliesst daraus, dass sie nicht von einer Form mit noch complicirterem Bau und einer grösseren Zahl von Anhängen abstammen könnten. Einige Vereinfachungen haben jedoch ohne Zweifel stattgefunden, wie z. B. der Verlust des Herzens und bei vielen Formen auch der zusammengesetzten Augen, — was wohl (nach Claus) auf Anpassungen an die geringe Grösse des Körpers und seine Umschliessung durch eine dicke zweiklappige Schale zurückzuführen ist. Obgleich sich Claus lebhaft dagegen ausspricht, dass die Zahl der Anhänge reducirt worden sei, so deutet doch schon die Thatsache der (in mehrfacher Hinsicht) complicirten Organisation dieser Gruppe darauf hin, dass sie sich nicht schon so frühe vom Phyllopodenstamm abgezweigt haben kann, als (im Sinne von Claus' Auffassung des Nauplius) nach der für sie charakteristischen sehr kleinen Zahl der Anhänge angenommen werden müsste, und es ist daher höchst wahrscheinlich, dass die gegenwärtige Anzahl geringer ist als bei den Vorfahrenformen.

Die Bildung der Keimblätter.

Dieselbe ist an verschiedenen Malacostraken, insbesondere Decapoden, genauer untersucht worden als bei anderen Gruppen.

Decapoda. BOBRETZKY (No. 472) verdient die Anerkennung, auf diesem Forschungsgebiet Bahn gebrochen zu haben, und HAECKEL, REICHENBACH (No. 488) und MAYER (No. 482) haben seine Untersuchungen aufgenommen und erweitert. Die Furchung ist centrolecithal und regulär (Fig. 237 *A*). Nach ihrem Abschluss besteht das

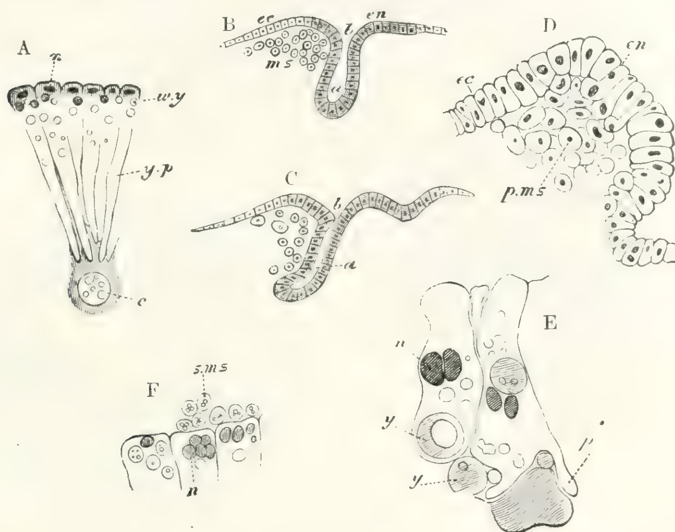


Fig. 237. Zur Erläuterung der Entwicklung von *Astacus*. (Aus PARKER, nach REICHENBACH.)

A. Querschnitt durch ein Eisegment während der Furchung. *n*. Kerne; *w.y*. weisser Dotter; *y.p*. Dotterpyramiden; *c*. centrale Dottermasse.

B. und *C*. Längsschnitte während des Gastrulastadiums. *a*. Archenteron; *b*. Blastoporus; *ms*. Mesoblast; *ec*. Epiblast; *en*. Hypoblast, durch Schraffirung vom Epiblast unterschieden.

D. Stark vergrösserte Ansicht der vorderen Blastoporuslippe, um den Ursprung des primären Mesoblasts von der Wandung des Archenterons zu zeigen. *p.ms*. primäres Mesoblast; *ec*. Epiblast; *en*. Hypoblast.

E. Zwei Hypoblastzellen, um die amoebenartige Absorption der Dotterkügelchen zu zeigen. *y*. Dotter; *n*. Kern; *p*. Pseudopodienfortsatz.

F. Hypoblastzellen, welche endogen das secundäre Mesoblast (*s.ms*) erzeugen. *n*. Kerne.

Blastoderm aus einer einfachen gleichartigen Schicht von linsenförmigen Zellen, die eine centrale Dotterkugel umschliessen, an welcher in der Regel jede Spur der Theilung in säulenförmige Abschnitte, wie sie während der ersten Furchungsstadien sichtbar war, verschwunden ist; nur bei *Palaemon* bleiben die Säulen noch längere Zeit bemerklich. Die Zellen des Blastoderms sind anfangs gleichförmig, werden aber bei *Astacus*, *Eupagurus* und den meisten Decapoden auf einer kleinen Stelle bald etwas cylindrisch und bilden dann einen kreisförmigen Fleck. Entweder stülpt sich nun sofort der ganze Fleck ein (*Eupagurus*, *Palaemon*, Fig. 239 *A*) oder es wird nur der Rand

desselben in Gestalt einer ungefähr kreisförmigen Rinne eingestülpt, welche vorn tiefer ist als hinten und in welcher der übrige Fleck eine Art centralen Pfropf bildet, der erst ziemlich später zur Einstülpung gelangt (*Astacus*, Fig. 237 *B* und *C*). Nach der Einstülpung dieses Flecks stellen die übrigen Blastodermzellen das Epiblast dar.

Der eingestülpte Sack erweist sich als Archenteron und seine Mündung als Blastoporus. Dieser verschliesst sich später [1]) und der Sack selbst bildet dann das Mesenteron.

Bei *Astacus* wächst das Archenteron allmählich nach vorn, seine Oeffnung ist anfänglich weit, verengert sich aber fortwährend und verschwindet endlich ganz. Bald darauf entsteht etwas vor der Stelle, wo die letzte Spur des Blastoporus zu sehen war, eine neue Epiblasteinstülpung, welche zum Proktodaeum wird und deren Oeffnung als After bestehen bleibt. Das Proktodaeum (Fig. 238 *A*, *hg*) tritt sehr

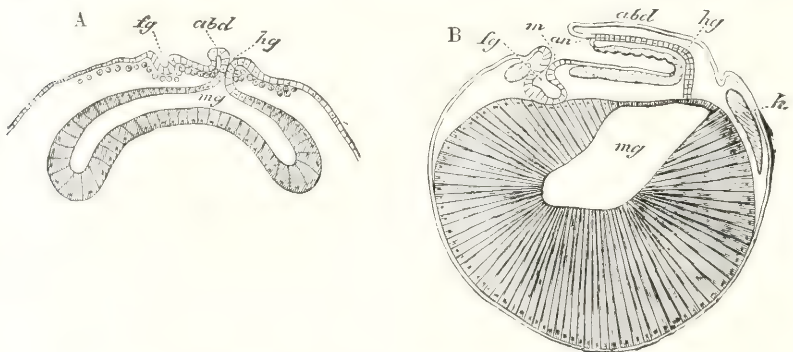


Fig. 238. Zwei Längsschnitte durch den Embryo von *Astacus*. (Aus Parker, nach Bobretzky.)

A. Naupliusstadium. *B*. Stadium nach der Absorption des Nahrungsdotters durch die Hypoblastzellen. Die Bauchseite ist nach oben gekehrt. *fg*. Stomodaeum; *hg*. Proktodaeum; *an*. After; *m*. Mund; *mg*. Mesenteron; *abd*. Abdomen; *h*. Herz.

bald mit dem Mesenteron (*mg*) in Verbindung. Das Stomodaeum (*fg*) entwickelt sich gleichzeitig mit dem Proktodaeum; aus ihm gehen Oesophagus und Magen hervor. Die Hypoblastzellen, welche die Wandung des Archenterons bilden, nehmen merkwürdig rasch auf Kosten des Dotters an Grösse zu, dessen Kügelchen sie mit Hilfe ihrer Pseudopodien ganz wie Amoeben aufnehmen und verdauen. Sie werden länger und länger und bekommen endlich nach Verbrauch des ganzen Dotters eine Form, welche fast genau derjenigen der Dotterpyramiden während der Furchung gleich ist (Fig. 238 *B*). Sie umschliessen den Hohlraum des Mesenterons und ihre Kerne und ihr Protoplasma liegen nach aussen hin. Die Zellen des Mesenterons, welche unmittelbar an seiner Vereinigungsstelle mit dem Proktodaeum

[1]) Bobretzky hatte zuerst angegeben, dass die Einstülpung offen bleibe, berichtigte sich aber nachher selbst. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIV, p. 186.

liegen, zeichnen sich vor den übrigen dadurch aus, dass sie beinah flach sind.

Bei *Palaemon* (BOBRETZKY) zeigt die primitive Einstülpung (Fig. 239 *A*) viel kleinere Dimensionen als bei *Astacus* und sie tritt schon auf, bevor sich noch die Blastodermzellen von den Dotterpyramiden gesondert haben. Die am Boden der Einstülpung liegenden Zellen dringen dann in den Dotter ein, vermehren sich und nehmen den ganzen Dotter in sich auf, wodurch eine solide Masse von Hypoblast entsteht, in der die Grenzen der einzelnen Zellen zuerst nicht erkennbar sind. Inzwischen hat sich der Blastoporus verschlossen. Ein Theil der Kerne wandert nun nach der Peripherie der Dottermasse und die zu denselben gehörigen Zellen treten allmählich deutlicher hervor und nehmen eine pyramidale Form an (Fig. 239 *B*), während

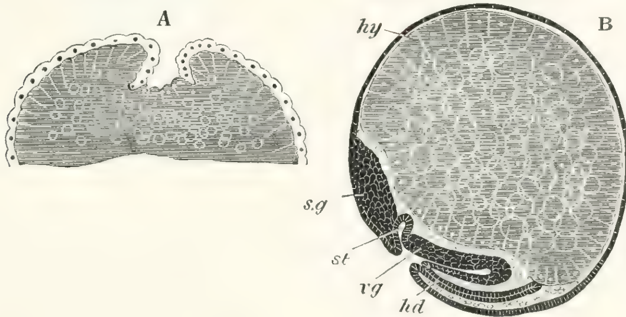


Fig. 239. Schnitte von zwei Entwicklungsstadien von *Palaemon*. (Nach BOBRETZKY.)
A. Gastrulastadium.
B. Längsschnitt durch ein späteres Stadium. *hy*. Hypoblast; *sg*. Oberes Schlundganglion; *vg*. Bauchnervenstrang; *hd*. Proktodaeum; *st*. Stomodaeum.

sich ihre inneren Enden in einer centralen Dottermasse verlieren, in welcher anfangs noch Kerne liegen, die aber bald verschwinden. Auf diese Weise wird das Mesenteron von einer Schicht pyramidaler Zellen gebildet, welche sich in eine centrale Dottermasse einsenken. Ein Theil der an das Proktodaeum anstossenden Hypoblastzellen des Mesenterons flacht sich ab und hier tritt dann zuerst ein Lumen darin auf. Stomo- und Proktodaeum bilden sich wie bei *Astacus*. Fig. 239 *B* zeigt die relative Lage derselben sowie des Mesenterons. Obgleich nun der Process der Bildung des Hypoblasts und Mesenterons bei *Astacus* und *Palaemon* im wesentlichen gleich ist, so sind doch die Unterschiede zwischen diesen beiden Formen von grossem Interesse, indem der Dotter bei *Astacus* ausserhalb des Mesenterons liegt, bei *Palaemon* dagegen von diesem umschlossen wird. Dieser Unterschied wurde dadurch möglich, dass die eingestülpten Hypoblastzellen bei *Palaemon* nicht gleich von Anfang an eine continuirliche, die innere Höhlung umschliessende Schicht darstellen, wie dies bei *Astacus* der Fall ist.

Das Mesoblast scheint sich aus Zellen zu bilden, welche von der Vorderwand (*Astacus*, Fig. 237 *D*) oder von den Seitenwänden des Archenterons (*Palaemon*) hervorknospen. Sie kommen bald nach dem Beginn der Hypoblasteinstülpung zum Vorschein. Die Mesoblastzellen sind anfangs kuglig und breiten sich allmählich besonders nach vorne hin von ihrer Ursprungsstelle aus.

Nach Reichenbach entsteht bei *Astacus* im Naupliusstadium eine Anzahl eigenthümlicher Zellen, die er „secundäre Mesoblastzellen“ nennt. Seine Beschreibung derselben ist nicht sehr klar noch genügend, es scheint aber, dass sie (Fig. 237 *E*) in den Hypoblastzellen durch eine Art von endogenem Bildungsprocess entstehen und, obwohl zuerst eigenthümlicher Natur, doch bald nicht mehr von den übrigen Mesoblastzellen zu unterscheiden sind.

Gegen das Ende der Naupliusperiode sammeln sich die secundären Mesoblastzellen in der ventralen Medianlinie dicht unter dem Epiblast zu einem Strang, der sich um den Mund herum gabelt und bis ins Ende der Scheitellappen erstreckt. Dieser Zellstrang verschwindet bald und die secundären Mesoblastzellen lassen sich nicht mehr von den primären unterscheiden. Reichenbach glaubt auf Grund nicht ganz klarer Beobachtungen, dass diese Zellen etwas mit der Bildung des Blutes zu thun hätten.

Allgemeine Körperform. Die ventrale Epiblastverdickung oder die Bauchplatte, welche mit der schon erwähnten eingestülpten Stelle zusammenhängt, stellt die erste Anlage des Embryos dar. Sie ist zuerst oval, verlängert sich aber bald und geht vorn in zwei seitliche Lappen — die Scheitellappen — aus. Ihre bilaterale Symmetrie wird ferner durch eine mediane Längsfurche angedeutet. Sodann erhebt sich das Hinterende der Bauchplatte in Gestalt eines besonderen Lappens — des Abdomens — der bei *Astacus* anfänglich vor dem noch offenen Blastoporus liegt. Er nimmt rasch an Grösse zu, an seinem Ende entsteht die kleine Afteröffnung und bald stellt er deutlich ein vorwärts gegen den vordern Abschnitt umgeschlagenes Abdomen dar (Fig. 239 *B* und 240 *A* und *B*). Seine frühe Entwicklung als besonderes Anhängsel macht, dass es des Dotters entbehrt und dadurch erheblich gegen die Brust- und Kopfregion des Körpers absticht. In den meisten Fällen entspricht es in der That nur dem künftigen Abdomen, manchmal aber (Loricata) scheint es auch einen Theil des Thorax zu umfassen. Noch bevor es einen ansehnlichen Umfang erreicht hat, sind am Kopfe drei Anhangspaare aufgetreten, die beiden Antennen und die Mandibeln, und bezeichnen den Beginn des sogenannten Naupliusstadiums (Fig. 240 *A*). Diese drei Anhänge entstehen nahezu gleichzeitig, jedoch scheint der hinterste noch etwas vor den beiden andern sichtbar zu werden (Bobretzky). Der Mund liegt etwas hinter dem vorderen, aber deutlich vor dem hinteren Antennenpaar. Die übrigen Anhänge, deren Zahl beim Ausschlüpfen bei den verschiedenen Decapoden sehr variirt (siehe den Abschnitt über die Larvenentwicklung), sprossen nach einander von vorn nach

hinten hervor (Fig. 240 *B*). Der Nahrungsdotter im Kopf- und Brusttheil nimmt mit dem Wachsthum des Embryos allmählich an Umfang ab und zur Zeit des Ausschlüpfens ist der Grössenunterschied zwischen Thorax und Abdomen nicht mehr zu bemerken.

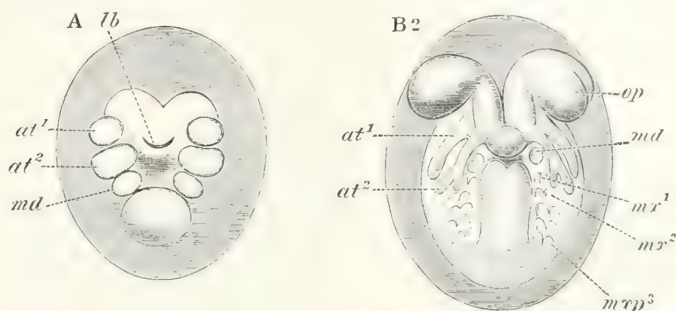


Fig. 240. Zwei Entwicklungsstadien von *Palaemon*.
A. Naupliusstadium.
B. Stadium mit acht Anhangspaaren. *op*. Augen; at^1, at^2. erste, zweite Antenne; *md*. Mandibel; mx^1, mx^2. erste, zweite Maxille; mxp^3. dritter Kieferfuss; *lb*. Oberlippe.

Isopoda. Die ersten Embryonalstadien der Isopoden wurden von Bobretzky (No. 498) und Bullar (No. 499) mit Hilfe von Querschnitten untersucht und zeigten erhebliche Verschiedenheiten. Bei der Ablage ist das Ei in ein Chorion gehüllt, aber bald nach dem Beginn der Furchung (Ed. van Beneden und Bullar) erscheint eine zweite Membran, die wahrscheinlich als Larvenhaut zu betrachten ist.

Bei allen Formen erfolgt nach der Furchung die Bildung eines Blastoderms, das den Dotter vollständig umgibt und längs einer Strecke, die zur Bauchfläche des Embryos wird, verdickt ist. Auf dieser Strecke besteht das Blastoderm aus mindestens zwei Schichten — einem äusseren säulenförmigen Epiblast und einer inneren Schicht zerstreuter Zellen, welche das Mesoblast und wohl auch zum Theil das Hypoblast bilden (*Oniscus*, Bobretzky; *Cymothoa*, Bullar).

Bei *Asellus aquaticus* ist die Furchung centrolecithal und endigt mit der Bildung eines Blastoderms, das zuerst an der Ventralfläche erscheint und sich erst später dorsalwärts ausdehnt.

Bei *Oniscus murarius* und *Cymothoa* ist die Furchung partiell (über ihre Eigenthümlichkeiten und ihr Verhältniss zu anderen Formen siehe S. 115) und an dem der späteren Ventralfläche entsprechenden Pol des Eies erscheint eine aus einer einfachen Zellschicht bestehende Scheibe (Bobretzky). Dieselbe wächst allmählich, zum Theil in Folge von Theilung ihrer Zellen, rund um den Dotter herum, doch mag auch eine Neubildung von Zellen vom Dotter aus stattfinden. Bevor sie noch weit herumreicht, ist ihr centraler Theil zwei oder mehrere Zellen dick geworden und die Zellen der tieferen Lagen vermehren sich sehr rasch und liefern das Mesoblast und wahrschein-

lich auch theilweise oder ganz das Hypoblast. Bei *Cymothoa* erleidet diese Schicht anfangs keine erhebliche Aenderung, bei *Oniscus* aber wird sie sehr dick und ihre innersten Zellen (Bobretzky) liegen im Dotter eingebettet, den sie lebhaft absorbiren; durch Vermehrung ihrer Zahl bilden sie zunächst eine Schicht an der Peripherie des Dotters und erfüllen schliesslich sein Inneres vollständig (Fig. 241 *A*), wobei sie ihn ganz in sich aufnehmen.

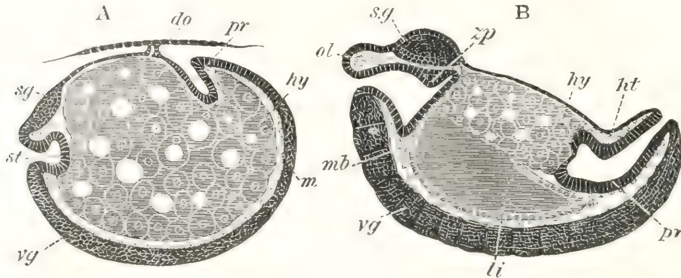


Fig. 241. Zwei Längsschnitte durch den Embryo von *Oniscus murarius*. (Nach Bobretzky.)
st. Stomodaeum; *pr.* Proktodaeum; *hy.* Hypoblast, aus grossen, in den Dotter eingebetteten kernhaltigen Zellen bestehend; *m.* Mesoblast; *vg.* Bauchnervenstrang; *sg.* oberes Schlundganglion; *li.* Leber; *do.* Rückenorgan; *zp.* Anlage des Kauapparats; *ol.* Oberlippe.

Es ist wohl möglich, dass diese Zellen nicht, wie Bobretzky glaubt, vom Blastoderm, sondern von Kernen im Dotter abstammen, die seiner Aufmerksamkeit entgangen sind. Diese Entstehungsweise würde auch dem Verhalten der Dotterzellen im Eie der Insecten u. s. w. ähnlich sein. Ist aber Bobretzky's Darstellung richtig, so müssen wir uns, wie er selbst angibt, an *Palaemon* halten, um eine Erklärung des Uebergangs von Hypoblastzellen in den Dotter zu finden. Die Verdickung der primitiven Keimscheibe würde nach dieser Auffassung der Einstülpung des Archenterons bei *Astacus*, *Palaemon* etc. gleichwerthig sein.

Welches übrigens auch der Ursprung der Zellen im Dotter sei, jedenfalls entsprechen sie dem Hypoblast anderer Typen. *Cymothoa* zeigt jedoch nichts dem ähnliches; ihr Hypoblast hat einen etwas anderen Ursprung, indem es augenscheinlich aus einem Theil der indifferenten Zellen unter dem Epiblast hervorgeht, die sich als solide Masse an der Ventralfläche ansammeln und dann in zwei Theile zerfallen, welche hohl werden und die Leberblindschläuche liefern. Ihr weiteres Schicksal sowie das des Hypoblasts von *Oniscus* soll in Zusammenhang mit dem Darmcanal besprochen werden. Die Umhüllung des Dotters durch das Blastoderm kommt an der Dorsalseite zum Abschluss. Bei allen sorgfältig untersuchten Isopoden fand sich vor jedem anderen Organ ein provisorisches Gebilde, das vom Epiblast abstammt und als Rückenorgan bezeichnet wird. Dasselbe ist unten in der Entwicklung der Organe beschrieben. Die äussere Form der Larve erleidet bei ihrer Ausbildung folgende allgemeine Veränderungen.

Die verdickte ventrale Strecke des Blastoderms (Bauchplatte) erhält eine bestimmte Form und umgürtet bei *Oniscus* fast den ganzen Umfang des Eies (Fig. 241 *A*), ist aber bei *Cymothoa* relativ viel kürzer. Vorne verbreitert sie sich zu den beiden Scheitellappen. Sodann erfährt sie bei *Cymothoa* eine Gliederung und zwar entstehen die vordern Segmente fast gleichzeitig, die des Abdomens etwas später. Zu gleicher Zeit erscheint eine mediane Einsenkung, welche das Blastoderm der Länge nach in zwei Hälften theilt. Die Anhänge entwickeln sich später als ihre Segmente, aber sämmtlich fast auf einmal, mit Ausnahme der letzten thorakalen, welche erst verhältnissmässig lange nach dem Ausschlüpfen des Embryos zum Vorschein kommen. Die späte Ausbildung des siebenten Brustsegments und seines Anhangs ist eine der Mehrzahl der Isopoden gemeinsame Erscheinung (Fritz Müller). Bei *Oniscus* entstehen die Gliedmaassen ziemlich ebenso wie bei *Cymothoa*, während sie bei *Asellus* nicht gleichzeitig auftreten. Zunächst erscheinen nur die beiden Antennen und die Mandibeln (der spätere Taster) und bezeichnen damit ein Stadium, das man oft als Naupliusstadium aufgefasst und mit dem freien Nauplius von *Penaeus* und *Euphausia* in Parallele gesetzt hat. Um diese Zeit wird eine Cuticula abgeschieden (van Beneden), die als eine die Larve umschliessende Hülle bis zum Ausschlüpfen fortbesteht. Aehnliche Cuticularhüllen kommen bei vielen Isopoden vor. Nachher erst erscheinen die Anhänge des Thorax und zuletzt die des Abdomens. Nach den Anhängen treten hinter dem Mund zwei Vorragungen auf, welche zwar eigentlichen Anhängen gleichen, aber nur zu einer zweilappigen Unterlippe werden (Dohrn).

Bei *Asellus* und *Oniscus* passt sich die Bauchplatte der Form des Eies an und bedeckt den grössten Theil der dorsalen wie der ventralen Fläche (Fig. 241 *A*). In Folge dessen ist die ganze Bauchfläche des Embryos convex und an seinem Rücken (bei *Asellus*) bildet sich eine tiefe Falte, so dass er innerhalb des Eies zusammengekrümmt erscheint mit nach aussen gekehrter Bauchfläche und sich berührendem Kopf und Hinterende. *Oniscus* zeigt zwar auch eine convexe Bauchseite, aber der Rücken ist nie so eingefaltet wie bei *Asellus*. Das Ei von *Cymothoa* ist sehr gross, weshalb die Bauchplatte lange nicht so weit nach der Rückenseite heraufreicht wie bei *Asellus* und die Bauchfläche viel weniger convex ist als bei den übrigen Isopoden. Schon jetzt bildet sich das Telson und biegt sich nach unten, so dass es sich der Unterseite des davorliegenden Blastodermabschnitts anschmiegt. Durch diese ventrale Krümmung des Telsons bildet *Cymothoa* eine Ausnahme unter den Isopoden und nimmt in dieser Hinsicht eine vermittelnde Stellung zwischen dem Embryo von *Asellus* und dem der Amphipoden ein.

Amphipoda. Hier ist die Furchung gewöhnlich centrolecithal. Bei *Gammarus locusta* (Ed. van Beneden und Bessels, No. 503) beginnt sie mit einer inaequalen, aber totalen Furchung wie beim Frosch (siehe S. 91) und die Abtrennung einer centralen Dottermasse ist erst ein späteres Vorkommniss; zugleich ist zu beachten, dass der

Theil des Eies mit den kleinen Segmenten schliesslich zur Bauchseite wird. Bei den Süsswasserarten von *Gammarus* (*G. pulex* und *fluviatilis*) gleicht die Furchung mehr derjenigen der Insecten, indem sich die Blastodermzellen beinah gleichzeitig auf einem grossen Theil der Eioberfläche bilden.

Aus beiden Furchungsarten geht ein Blastoderm hervor, welches das ganze Ei überzieht, sich aber bald an der Bauchseite etwas verdickt. Wie bei den Isopoden entsteht um die Zeit, wo das Blastoderm vollständig geworden ist, eine Larvenhaut. Bald darauf verliert das Ei seine Kugelgestalt und zieht sich am einen Ende in eine Spitze aus — das spätere Abdomen — die sich sofort gegen die Bauchseite des vordern Abschnittes umschlägt. Diese ventrale Krümmung des hintern Theils des Embryos in so jugendlichem Alter steht im grellsten Gegensatz zu dem gewöhnlichen Verhalten der Isopodenembryonen und wird, so viel wir wissen, in dieser Gruppe nur von *Cymothoa* theilweise erreicht.

Nach der Bildung der ersten Larvenhaut lösen sich die Blastodermzellen von dieser ab mit Ausnahme einer Stelle an der Rückenfläche. Der an dieser Stelle hängenbleibende Zellcomplex gestaltet sich zu einem Rückenorgan, das sich mit dem von *Oniscus* vergleichen lässt und den Embryo mit seiner ersten Larvenhaut in Verbindung setzt. Später tritt eine Durchbohrung darin auf.

Die Segmente und Gliedmaassen der Amphipoden sind bereits alle ausgebildet, wenn die Larve das Ei verlässt.

Cladocera. Die Furchung (Grobben, No. 455) verläuft nach dem normalen centrolecithalen Typus, ist aber etwas inaequal. Vor dem Abschluss derselben macht sich an der Spitze des vegetativen Pols eine Zelle durch ihr körniges Aussehen vor den übrigen bemerklich. Aus dieser gehen die Geschlechtsorgane hervor. Eine der an sie angrenzenden Zellen liefert das Hypoblast, während die andern sie umgebenden Zellen die Anlage des Mesoblasts bilden. Die übrigen Zellen des Eies werden zum Epiblast. In einem späteren Stadium hat sich die Hypoblastzelle in 32, die Genitalzelle in 4 Zellen getheilt, während das Mesoblast einen Kreis von 12 Zellen um die Genitalmasse herum darstellt.

Bald darauf stülpt sich das Hypoblast ein, der Blastoporus verschliesst sich wahrscheinlich ganz und das Hypoblast wird zu einem soliden Zellstrang, aus dem schliesslich das Mesenteron hervorgeht. Das Stomodaeum soll sich an der Verschlussstelle des Blastoporus bilden. Das Mesoblast tritt ins Innere ein und stellt eine dem Hypoblast angelagerte Masse dar; wenig später wird auch die Genitalmasse vom Epiblast bedeckt. Das Proktodaeum scheint sich später anzulegen als das Stomodaeum.

Der Embryo durchläuft, wie Dohrn zeigte, in der Brüttasche ein Naupliusstadium, schlüpft aber, mit Ausnahme der Wintereier von *Leptodora*, in einer Form aus, welche dem Erwachsenen fast völlig gleicht.

Copepoda. Bei den freien Copepoden ist die Furchung und Keimblätterbildung kürzlich von Hoek (No. 512) untersucht worden. Er fand,

dass sowohl bei den Süsswasser- als den marinen Formen, die er untersuchte, eine centrolecithale Furchung wie bei *Palaemon* und *Pagurus* (siehe S. 106) vorkommt, welche man nach dem Aussehen der Oberfläche für vollständig und beinah regelmässig halten könnte. Nach der Bildung des Blastoderms erfolgt eine Einstülpung eines Theils desselben, die in ungefähr einer Viertelstunde vollendet ist. Die Oeffnung verschliesst sich bald. Hoek vergleicht diese Einstülpung mit derjenigen von *Astacus* und glaubt, das Mesenteron gehe daraus hervor. Ihre Verschlussstelle entspricht dem Hinterende des Embryos. An der Bauchfläche erscheinen zwei Querfurchen, welche den Embryo in drei Segmente theilen, und eine mediane Längsfurche, die sich jedoch nicht bis zum äussersten Ende des vordersten Segments erstreckt. Später entstehen die drei Paar Naupliusanhänge und eine Oberlippe als Auswüchse von den Seiten der ventralen Blastodermverdickung.

Unter den parasitischen Copepoden finden sich zwei verschiedene Furchungstypen analog denen der Isopoden. Bei *Chondracanthus* verläuft die Furchung etwas unregelmässig, aber doch nach dem Typus von *Eupagurus* etc. (siehe S. 107). In der anderen Gruppe (*Anchorella*, *Clavella*, *Congericola*, *Caligus*, *Lernaeopoda*) gleicht die Furchung fast dem gewöhnlichen meroblastischen Typus (siehe S. 115) und ist ebenso zu erklären wie die von *Oniscus* und *Cymothoa*. Die ersten Blastodermzellen treten an einer Stelle auf, welche das eine mal dem Kopfende des Embryos (*Anchorella*), das andere mal seinem Hinterende (*Clavella*) und manchmal wieder der Mitte seiner Bauchfläche entspricht. Stets aber wird die Rückenseite des Dotters zuletzt von den Blastodermzellen umschlossen. Eine Larvencuticula entsteht wie bei den Isopoden gleichzeitig mit dem Blastoderm. Zu beiden Seiten der ventralen Blastodermverdickung wachsen die Naupliusanhänge hervor, von denen übrigens bei *Anchorella* nur die ersten beiden Paare erscheinen. Hier und bei *Lernaeopoda* kriecht der Embryo nicht im Naupliusstadium aus, sondern es wird nach Entwicklung der Naupliusanhänge eine zweite Cuticula — die Naupliushaut — abgehoben und in dieser entwickelt sich der Embryo weiter, bis er das sogenannte Cyclopsstadium erreicht (siehe S. 463). Innerhalb des Eies ist das Abdomen des Embryos dorsalwärts gekrümmt wie bei den Isopoden.

Cirripedia. Die Furchung von *Balanus* und *Lepas* beginnt mit der Sonderung der Eibestandtheile in eine hauptsächlich protoplasmahaltige und eine vorzugsweise aus Nährmaterial bestehende Portion. Die erstere löst sich als selbständiges Segment ab und theilt sich dann in zwei nicht ganz gleiche Theile. Diese Theilung des protoplasmatischen Abschnitts des Embryos dauert dann fort und die daraus hervorgehenden Segmente wachsen um das einzige Dottersegment herum. Der Punkt, wo sie dasselbe schliesslich ganz umhüllen, liegt auf der Ventralfläche (Lang) ungefähr an der Stelle des späteren Mundes (?).

Wenn der Dotter von den protoplasmatischen Zellen rings umgeben ist, so theilt er sich und liefert noch zahlreiche Zellen, die wahrscheinlich das Material für die Wandungen des Mesenterons bilden. Die äussere

protoplasmatische Schicht stellt das sogenannte Blastoderm dar und verdickt sich bald an der Rückenfläche (A. Lang).

Der Embryo zerfällt sodann durch zwei Einschnürungen in drei Segmente und es bilden sich die denselben zugehörigen drei Anhänge, welche anfangs ganz einfach sind. Die beiden hinteren werden aber bald zweiästig. Die Larve verlässt das Ei, bevor noch weitere Anhänge ausgebildet sind.

Vergleichende Entwicklung der Organe.

Centralnervensystem. Der Bauchnervenstrang der Crustaceen entwickelt sich als Epiblastverdickung längs der ventralen Medianlinie, und zwar beginnt seine Differenzirung vorne und schreitet von da nach hinten vor. Der Bauchstrang ist anfangs ungegliedert. Die oberen Schlundganglien entstehen als Epiblastverdickungen der Scheitellappen.

Im Einzelnen ist dieser Process für die meisten Fälle noch sehr unvollkommen bekannt. Den ausführlichsten Bericht darüber gab Reichenbach (No. 488) für *Astacus*. Er fand, dass die oberen Schlundganglien und der Bauchnervenstrang als ein continuirliches Gebilde und nicht unabhängig von einander entstehen, wie dies bei den Chaetopoden der Fall ist. Die oberen Schlundganglien bilden sich aus den Scheitellappen hervor. Die erste Spur derselben wird in Form einer kleinen Grube jederseits der Mittellinie sichtbar. Diese Gruben werden im Nauplinsstadium sehr tief und ihre Wandungen setzen sich dann in zwei Wülste fort, in welchen das Epiblast mehrere Zellen dick ist und welche sich jederseits des Mundes nach hinten wenden. Die Wandungen der Gruben sollen nach Reichenbach in die Sehportionen der oberen Schlundganglien und die Epiblastwülste in den übrigen Theil der letzteren und die Schlundcommissur übergehen. In einem viel späteren Stadium, wenn die Gangbeine bereits entwickelt sind, geht aus einer medianen Epiblasteinstülpung vor dem Munde und zwischen den beiden Epiblastwülsten ein centraler Theil der oberen Schlundganglien hervor. Es treten also, wie Reichenbach glaubt, fünf Elemente zur Bildung dieser Ganglien zusammen, nämlich zwei Epiblastgruben, zwei Epiblastwülste und eine Epiblasteinstülpung zwischen den letzteren. Es ist jedoch nicht zu vergessen, dass offenbar das Schicksal weder der Gruben noch der medianen Einstülpung genügend erforscht ist. Die beiden Epiblastwülste, welche zu beiden Seiten des Mundes nach hinten laufen, setzen sich als ein Paar Epiblastverdickungen längs der Seiten einer medianen ventralen Rinne fort, die vorne tief ist und nach hinten allmählich verstreicht. Die Verdickungen zu beiden Seiten dieser Rinne werden ohne Zweifel zu den lateralen Hälften des Bauchstrangs und die Zellen der Rinne selbst sollen sich, wie Reichenbach glaubt, jedoch meiner Ansicht nach ohne genügenden Grund, gleichfalls einstülpen und zur Bildung des Bauchstrangs beitragen. Wenn dieser sich vom Epiblast ablöst, so sind seine beiden Hälften in der Mittellinie zwar vereinigt, auf dem Querschnitt aber ist er deutlich zweitheilig.

Bei den Isopoden scheint der Bauchstrang nach Bobretzky's wie nach Bullar's Beobachtungen als unpaarige Epiblastverdickung zu entstehen, an welcher keine Spur einer medianen Einstülpung zu sehen ist. Nachdem sich diese Verdickung vom Epiblast abgelöst hat, deutet eine schwache mediane Furche ihre Zusammensetzung aus zwei lateralen Strängen an. Die oberen Schlundganglien sollen sich ganz einfach aus zwei Verdickungen der Scheitellappen entwickeln, ob sie aber von Anfang an mit dem Bauchstrang zusammenhängen oder nicht, scheint nicht ermittelt worden zu sein.

Die späteren Stadien in der Differenzirung des Bauchstranges sind, soviel bekannt ist, bei sämmtlichen Crustaceen ziemlich gleich. Er ist wie bereits erwähnt anfänglich ungegliedert (Fig. 241 *A, vg*), zerfällt aber bald durch eine Reihe von Einschnürungen in eben so viele Ganglien, als Anhangspaare oder Segmente vorhanden sind (Fig. 241 *B, vg*).

Darauf zeigt sich entweder an der Ventralseite *(Oniscus)* oder in der Mitte *(Astacus, Palaemon)* zwischen beiden Hälften jedes Segments oder Ganglions ein mit fein punktirtem Material erfüllter Raum, als erste Anlage des Commissuraltheils der Stränge. Das Commissuralgewebe bildet bald in der ganzen Länge des Bauchstranges ein continuirliches Gebilde und setzt sich auch in die oberen Schlundganglien fort.

Nach der Ausbildung des Commissuralgewebes stellen die übrigen Zellen des Stranges wahre Ganglienzellen dar. Dann erfolgt allmählich eine Trennung der einzelnen Ganglien, die Zellen beschränken sich auf diese und sie werden schliesslich durch ein doppeltes Band von Commissuralgewebe mit einander verbunden. Letzteres liefert übrigens nicht blos die Längsstränge, welche die Reihe der Ganglien durchziehen, sondern auch die Quercommissuren, durch welche die beiden Hälften jedes Ganglions verknüpft werden.

Die Ganglien scheinen in der Regel, wenn nicht durchaus, in ihrer Zahl den Segmenten zu entsprechen, und die geringere Anzahl, die man so oft beim Erwachsenen findet, beruht nur auf der Verschmelzung ursprünglich getrennter Ganglien.

Specielle Sinnesorgane. Ueber diesen Punkt ist verhältnissmässig wenig bekannt. Die zusammengesetzten Augen entstehen durch Zusammentreten zweier verschiedener Gebilde, die jedoch beide epiblastischen Ursprungs sind, nämlich 1) eines Theils des oberflächlichen Epiblasts der Scheitellappen und 2) eines Abschnitts der oberen Schlundganglien. Der erstere liefert die Cornealinsen, die Krystallkegel und das sie umgebende Pigment, der letztere die Stäbchen und die ihnen angelagerten Zellen. Zwischen diese beiden Theile schiebt sich ein mesoblastisches Pigment.

Ueber die Entwicklung der Hör- und Riechorgane wissen wir so gut wie gar nichts.

Rückenorgan. Bei zahlreichen Malacostraken und Branchiopoden entwickelt sich aus dem Epiblast der vorderen Rückengegend ein

eigenthümliches Organ, das als Rückenorgan bezeichnet worden ist. Es scheint drüsiger Natur zu sein, ist in der Regel beim Embryo und der Larve sehr gross und verschwindet beim Erwachsenen; bei einigen Branchiopoden jedoch bleibt es das ganze Leben über bestehen In den meisten Fällen ist es unpaarig, scheint aber manchmal auch durch ein paariges Organ ersetzt zu werden.

Ueber seine Natur sind verschiedene Ansichten laut geworden. Sein drüsiger Charakter dürfte kaum bezweifelt werden und möglicherweise ist es daher ein provisorisches Nierenorgan, obgleich, so viel ich weiss, Concretionen noch nicht darin gefunden worden sind.

Seine Entwicklung wurde am genauesten bei den Isopoden untersucht.

Bei *Cymothoa* (BULLAR, No. 499) erscheint auf der Rückenfläche in der Gegend, welche später zum ersten Brustsegment wird, eine unpaarige lineare Blastodermverdickung. Dieselbe wird bald zu einem kreisförmigen Fleck, dessen centraler Theil sich einstülpt, bis er nur noch durch eine kleine Oeffnung mit der Aussenwelt communicirt (Fig. 242). Zu gleicher Zeit befestigt er sich an der inneren Eihaut und bleibt nun in diesem Zustand bis zum Ende des Larvenlebens.

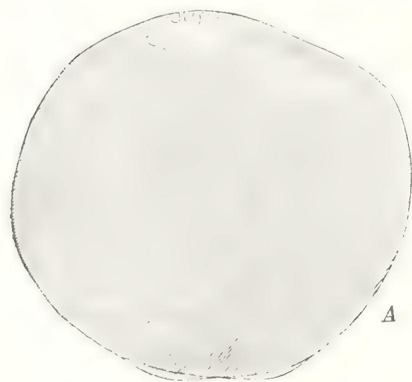


Fig. 242. Schematischer Schnitt durch *Cymothoa*, um das Rückenorgan zu zeigen. (Aus BULLAR.)

Bei *Oniscus* (DOHRN, No. 500; BOBRETZKY, No. 498) tritt schon sehr frühe ein dorsaler Fleck von verdickten Zellen auf. Dieselben heften sich mit ihren Rändern an der inneren Eihaut an und lösen sich allmählich vom Embryo ab, mit dem sie schliesslich nur noch durch eine hohle Säule von Zellen in Zusammenhang bleiben (Fig. 241 *A*, *do*). Der ursprüngliche Fleck breitet sich nun langsam auf der inneren Eihaut aus und bildet einen queren sattelförmigen Streifen von abgeplatteten Zellen, welcher den ganzen Embryo mit Ausnahme seiner Bauchfläche rings umgürtet.

Bei den Amphipoden bleiben die Epiblastzellen auf einer kleinen Stelle der Dorsalseite an der ersten Larvenhaut kleben, wenn diese sich ausbildet. Dieser Zellcomplex, der oft als Mikropylapparat bezeichnet wird, stellt ein dem Rückenorgan von *Oniscus* entsprechendes Gebilde dar. In späterer Zeit entsteht eine Durchbohrung darin. Ein vielleicht homologes Gebilde findet sich bei den Embryonen von *Euphausia*, *Cuma* etc.

Auch bei vielen Branchiopoden trifft man ein Rückenorgan. Seine Entwicklung wurde von GROBBEN bei *Moina* verfolgt. Es persistirt im fertigen Zustande bei *Branchipus*, *Limnadia*, *Estheria* etc.

Unter den Copepoden ist ein Rückenorgan gelegentlich im Embryo

zu beobachten; GROBBEN glaubt wenigstens ein derartiges Organ beim Embryo von *Cyclops serrulatus* entdeckt zu haben.

Ein paariges Organ, das augenscheinlich gleicher Natur ist, wurde bei *Asellus* und *Mysis* angetroffen.

Bei *Asellus* (RATHKE, No. 501; DOHRN, No. 500; VAN BENEDEN, No. 497) nimmt dies Organ seine Entstehung in Gestalt zweier Zellmassen auf beiden Seiten des Körpers gerade hinter der Gegend der Scheitellappen. Jede wird dreilappig und krümmt sich gegen die Bauchseite. Darauf tritt in jedem Lappen eine Höhlung auf und schliesslich vereinigen sich die drei Höhlungen und bilden einen gegen den Dotter offenen dreilappigen Hohlraum. Dieses Organ wird endlich so gross, dass es die Eihäute durchbricht und zu beiden Seiten des Embryos hervorragt (Fig. 243). Obwohl es sich vor den Anhängen anlegte, erreicht es doch seine volle Entwicklung erst längere Zeit, nachdem die letzteren wohlausgebildet sind.

Bei *Mysis* erscheint es im Naupliusstadium in Form eines Paars von mit säulenförmigen Zellen ausgekleideten Hohlräumen, die sehr früh wieder verschwinden.

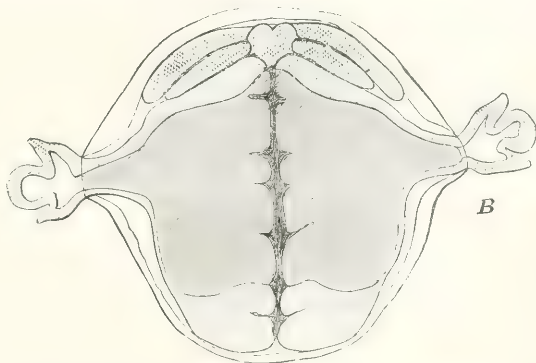


Fig. 243. Schematischer Schnitt durch einen Embryo von *Asellus aquaticus*, um das paarige Rückenorgan zu zeigen. (Aus BULLAR, nach E. VAN BENEDEN.)

Es sind verschiedene Versuche gemacht worden, irgend ein Organ bei anderen Arthropodenembryonen mit dem Rückenorgan der Crustaceen in Parallele zu setzen, allein das einzige überhaupt ähnliche Organ, was bisher beschrieben wurde, findet sich beim Embryo von *Linguatula* (siehe das XIX. Capitel), und es ist keinerlei Grund zu der Annahme vorhanden, dass dieses Organ wirklich dem Rückenorgan der Crustaceen homolog sei.

Mesoblast. Das Mesoblast geht bei den bisher untersuchten Typen aus denselben Zellen hervor wie das Hypoblast und erscheint als ziemlich unregelmässige Schicht zwischen Epi- und Hypoblast. Es gibt denselben Theilen den Ursprung wie bei anderen Thiergruppen, aber dabei ist zu beachten, dass es bei den meisten Decapoden und Isopoden (von anderen Formen ist bisher überhaupt nichts darüber bekannt) nicht in Somiten zerfällt, wenigstens nicht mit der Deutlichkeit, wie sie bei Anneliden und Arthropoden gewöhnlich ist. Und ausserdem findet sich auch anfangs noch keine scharfe Trennung in eine somatische und eine splanchnische Schicht mit der Leibeshöhle dazwischen. Ein Theil der Zellen differenzirt sich zu den Muskeln

der Leibeswand und der Gliedmaassen, ein anderer, gewöhnlich in Form einer sehr dünnen Schicht, zu den Muskeln des Darmrohres. Im Schwanzabschnitt von *Palaemon* beobachtete BOBRETZKY, dass die Zellen, welche eben in der Umformung zu den Muskeln des Körpers begriffen waren, unvollkommen in würfelförmige Massen zerfielen, welche den Segmenten entsprachen, sich aber doch durch den Mangel einer centralen Höhlung von typischen Mesoblastsomiten unterschieden. Für *Mysis* gibt METSCHNIKOFF an, dass das Mesoblast in einzelne Somiten zerfalle. Fernere Untersuchungen über diesen Punkt sind sehr erwünscht. Die Leibeshöhle erscheint in Form von unregelmässigen Blutsinussen zwischen den inneren Organen.

Herz. Die Entstehung und Entwicklung des Herzens und des Blutgefässsystems ist nur sehr unvollständig erforscht.

Für die Phyllopoden *(Branchipus)* hat CLAUS (No. 454) nachgewiesen, dass das Herz durch Verwachsung der lateralen Theile des Mesoblasts der Bauchplatten entsteht. Die Kammern bilden sich nach einander aus, sowie die Segmente, zu denen sie gehören, entwickelt sind, und die vorderen Kammern stehen schon in voller Thätigkeit, während die hintersten noch gar nicht angelegt sind.

Bei *Astacus* und *Palaemon* fand BOBRETZKY, dass auf dem Stadium, bevor das eigentliche Herz auftritt, eine solide Masse von Mesoblastzellen in der Lage zu sehen ist, welche jenes später einnimmt[1]), und er hält es für wahrscheinlich, dass das Herz aus dieser Masse hervorgehe. Um die Zeit, wo das Herz eben erkennbar wird und bevor es zu schlagen anfängt, hat es die Form eines ovalen Sackes mit zarten Wandungen, der durch eine Schicht von splanchnischem Mesoblast vom Mesenteron geschieden ist. Sein Hohlraum wird von einem eigenthümlichen Plasma ausgefüllt, das auch die verschiedenen Höhlungen im Mesoblast erfüllt. Rings um dasselbe entsteht bald ein Pericardialsack und die Herzwände verdicken sich bedeutend. Vier Streifen gehen vom Herzen aus, zwei dorsalwärts, um sich am Integument zu befestigen, und zwei ventralwärts. Auch ein medianer Zellstreifen verbindet das Herz mit dem Rückenintegument. Die Hauptarterien entstehen als directe Verlängerungen des Herzens. DOHRN's Beobachtungen an *Asellus* liefern eine wesentliche Stütze für die Ansicht, dass das Herz aus einer soliden Mesoblastmasse hervorgehe, indem er die Aushöhlung der Masse im lebenden Embryo zu verfolgen im stande war (vergl. auch die Entwicklung des Herzens bei den Spinnen). Einige der innersten Zellen (Kerne, DOHRN) werden zu Blutkörperchen. Die Bildung der letzteren ist aber nach DOHRN keineswegs auf das Herz beschränkt, sondern findet *in situ* in allen Körpertheilen (den Antennen, Gliedmaassen u. s. w.) statt. Die Körperchen entstehen als freie Kerne und stammen in letzter Linie vom Dotter

[1]) REICHENBACH beschreibt diese Zellen gleichfalls und gibt an, dass eine Epiblastverdickung daneben liege. An der einen Stelle lässt er nun das Herz aus dieser Epiblastverdickung, an einer andern aus dem Mesoblast hervorgehen. Ein epiblastischer Ursprung des Herzens wäre jedoch im höchsten Grade unwahrscheinlich.

ab, der anfangs mit den Hohlräumen der Anhänge in offener Verbindung steht.

Darmcanal. Für *Astacus* sind die Bildung des Mesenterons durch Einstülpung und die Resorption des Dotters durch die Hypoblastzellen bereits beschrieben worden. Nach Ablauf des letzteren Vorgangs hat das Mesenteron die Form eines Sackes, dessen Wände aus ungemein langen Zellen bestehen — den Dotterpyramiden — an deren Basis der Kern liegt (Fig. 238 *B*). Aus diesem Sack geht sowohl der zwischen Abdomen und Magen liegende Theil des Darmcanals als die Leber hervor. Die Epithelwandung beider Theile wird dadurch gebildet, dass sich die äussersten Partien der Pyramiden mit den Kernen und dem Protoplasma als eine Schicht von flachen Epithelzellen vom Dotter absondern. Dann zerfällt der Dotter und stellt eine den Hohlraum des Mesenterons erfüllende Masse von Nährmaterial dar.

Die Differenzirung der Leber sowie des eigentlichen Darmcanals findet zuerst an der Bauchseite statt und beginnt gerade an der Stelle, wo das Proktodaeum blind endigt, um von da an nach vorn weiter zu schreiten. Auf diese Weise entsteht an der Ventralseite des Mesenterons eine Schicht von Epithelzellen, die sich bald in eine Reihe von Längsfalten erhebt, unter welchen die eine in der Mittellinie sehr ansehnlich ist. Aus letzterer geht schliesslich, nachdem sie sich mit einer entsprechenden Falte der Dorsalseite vereinigt hat, das eigentliche Mesenteron hervor, während die seitlichen Falten parallele Lebercylinder darstellen, die sich blos vorne nicht vom Darmcanal abschnüren. Auch die seitlichen Theile der Dorsalseite des Mesenterons gehen in Lebercylinder über. Die Dotterpyramiden des vorderen Mesenteronabschnitts, der in Gestalt zweier Divertikel jederseits in der Höhe des Magens nach vorn vorragt, wandeln sich erst nach dem Ausschlüpfen der Larve in Lebercylinder um.

Das Proktodaeum öffnet sich sehr frühe in das Mesenteron, während das Stomodaeum verschlossen bleibt, bis die Differenzirung des Mitteldarmes beinah vollendet ist. Aus jenem geht der Abdominaltheil des Darmrohres, aus diesem der Oesophagus und der Magen hervor. Die Anlage des Kauapparates in letzterem erscheint sehr frühzeitig in Gestalt einer dorsalen Epithelverdickung.

Das primitive Mesenteron von *Palaemon* differenzirt sich zum bleibenden Mitteldarm und zur Leber im allgemeinen auf ähnliche Weise wie bei *Astacus*, obgleich der Vorgang viel weniger verwickelt ist. Eine deutliche Zellschicht sondert sich vom äusseren Theil der Dotterpyramiden ab und liefert die drüsige Auskleidung sowohl des Mitteldarmes als der Leber. Die Differenzirung dieser Schicht beginnt hinten und der Mitteldarm communicirt sehr bald mit dem Proktodaeum. Die seitlichen Theile des ursprünglichen Mesenterons schnüren sich zu vier Flügeln ab, zwei nach vorn und zwei nach hinten gerichtet, welche nach Aufsaugung des in ihnen enthaltenen Dotters die Leber darstellen. Der mediane Theil wird einfach zum Mitteldarm. Das blinde Ende des Stomodaeums berührt das Mesenteron gerade an der Stelle, wo es sich in die Leberdivertikel fortsetzt, und obschon die Scheidewand zwischen beiden schon

frühe sehr dünn wird, so kommt es doch nicht eher zu einer offenen Communication, als bis der Dotter vollständig resorbirt ist.

Der Darmcanal der Isopoden wird der Hauptsache nach, wenn nicht gar ausschliesslich, vom Prokto- und Stomodaeum gebildet, welche beide vor jedem andern Theil des Darmsystems als Epiblasteinstülpungen auftreten und allmählich nach innen vordringen (Fig. 244). Bei *Oniscus* entsteht die Leber in Gestalt zweier Scheiben an der Oberfläche des Dotters jederseits im vorderen Körperabschnitt. Ihre Wandungen setzen sich aus würfelförmigen, von den Dotterzellen abstammenden Zellen zusammen, deren Ursprung auf S. 488 erwähnt wurde. Diese beiden Scheiben nehmen allmählich die Form von Säcken an (Fig. 244 *B*, *li*),

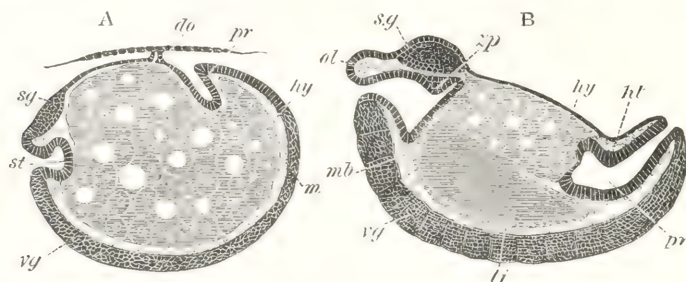


Fig. 244. Zwei Längsschnitte durch den Embryo von *Oniscus murarius*. (Nach Bobretzky.)
st. Stomodaeum; *pr.* Proktodaeum; *hy.* Hypoblast, aus grossen, in den Dotter eingebetteten, kernhaltigen Zellen bestehend; *m.* Mesoblast; *vg.* Bauchnervenstrang; *sg.* oberes Schlundganglion; *li.* Leber; *do.* Rückenorgan; *zp.* Anlage des Kauapparats.

die sich auf der Innenseite gegen den Dotter öffnen. Während sie an Grösse zunehmen, bleiben auch das Stomo- und Proktodaeum nicht passiv. Jenes, aus welchem der Oesophagus und der Magen des Erwachsenen hervorgehen, zeigt bald eine hintere Erweiterung, die zum Magen wird und an deren Rückenseite sich frühe eine scharf ausgeprägte Vorragung — die erste Anlage des späteren Kaugerüstes — entwickelt (Fig. 244 *B*, *zp*). Das Proktodaeum *(pr)* wächst viel rascher als das Stomodaeum und sein an den Dotter stossendes Ende wird sehr dünn oder reisst sogar ein. In den jüngsten Stadien wurde es von den Dotterzellen umgeben, aber mit seiner Weiterentwicklung nehmen letztere an Zahl ab und scheinen vor ihm zurückzuweichen, in dem Maasse, dass man wohl annehmen muss, das spätere Wachsthum des Proktodaeums finde auf Kosten der Dotterzellen statt.

Die Leberschläuche erfüllen sich mit einem körnigen Material ohne eine Spur von Zellen; ihre Hinterwand hängt unmittelbar mit den Dotterzellen zusammen, die vordere liegt dicht hinter dem Magen. Das Proktodaeum wächst beständig nach vorn, bis es dem Stomodaeum ganz nahe gekommen ist, und die beiden Leberschläuche, nun an ihrer Basis zu einem vereinigt, treten in directe Verbindung mit dem Proktodaeum. In dem Stadium, wo diese Verbindung bewerkstelligt ist, sind die Dotterzellen bereits vollständig verschwunden. Es scheint somit, dass die

Dotterzellen (das Hypoblast) bei *Oniscus* hauptsächlich dazu verwendet werden, die Wandungen der Leber zu bilden; wahrscheinlich liefern sie aber auch das Material zum späteren Wachsthum des scheinbaren Proktodaeums. Es muss daher angenommen werden, dass das letztere, welches zusammen mit dem Stomodaeum den ganzen Darmcanal zu bilden scheint, in Wirklichkeit dem Proktodaeum und zugleich dem Mesenteron entspricht, wenn auch die Verdauungssäfte ohne Zweifel hauptsächlich in den Leberdivertikeln und nicht im Mesenteron abgesondert werden. Prokto- und Stomodaeum stossen zuerst auf einander, ohne zu communiciren, binnen kurzem aber wird die Scheidewand zwischen beiden aufgelöst.

Bei *Cymothoa* (BULLAR, No. 499) entwickeln sich Prokto- und Stomodaeum ebenso wie bei *Oniscus*, aber das Hypoblast hat eine ganz andere Form. Die Hauptmasse des Dotters, welche viel grösser ist als dort, ist nicht in eigentliche Dotterzellen abgegrenzt, sondern das Hypoblast wird repräsentirt durch 1) zwei solide Zellmassen, die offenbar von der inneren Schicht der Blastodermzellen abstammen und zur Leber werden, und 2) durch eine den Dotter, in dem sich Kerne befinden, umschliessende Membran.

Die beiden Lebermassen liegen auf der Oberfläche des Dotters und jede theilt sich nun in drei kurze Blindschläuche, welche gegen den Dotter hin offen sind. Das Stomodaeum erreicht bald seine definitive Länge, das Proktodaeum aber wächst über den Dotter hinweg nach vorn, bis es mit dem Stomodaeum zusammentrifft. Um diese Zeit sind die Leberschläuche zu drei grossen Röhren ausgewachsen, die mit Flüssigkeit gefüllt und mit einer musculösen Wandung versehen sind. Sie liegen nun auf dem Dotter und öffnen sich nicht mehr direct in die Höhlung des Dottersackes, sondern in Gemeinschaft mit diesem in die Vereinigungsstelle von Prokto- und Stomodaeum. Der Dottersack von *Cymothoa* entspricht ohne Zweifel einem Theil des Mesenterons, aber nichts beweist, dass etwa auch ein Theil des scheinbaren Proktodaeums demselben homolog sei, obschon dies ganz wohl möglich wäre. Das Verhalten des Dottersackes und der Leberdivertikel bei *Cymothoa* scheint auch für *Asellus* und wohl überhaupt für die meisten Isopoden Geltung zu haben.

Die Unterschiede zwischen Decapoden und Isopoden in der Entwicklung des Mesenterons sind nicht unerheblich, aber sie lassen sich wohl durch die relativ viel grössere Menge von Nahrungsdotter bei letzteren erklären. Der solide Dotter der Isopoden repräsentirt nach dieser Auffassung das primitive Mesenteron der Decapoden nach Resorption des Dotters durch die Hypoblastzellen. Gehen wir von diesem Standpunkt aus, so finden wir, dass die seitlichen Theile des Mesenterons in beiden Gruppen zur Leber werden. Bei den Decapoden verwandelt sich der mittlere Abschnitt direct in den Mitteldarm, wobei seine Differenzirung hinten beginnt und nach vorn fortschreitet. Bei den Isopoden dagegen, wo das Mesenteron keinen eigenen Hohlraum besitzt, erscheint die Differenzirung desselben, welche wie dort nach vorn fortschreitet, einfach als Vorwärtsverlängerung des Proktodaeums, und zwar werden die hiezu nöthigen Zellen wahrscheinlich vom Dotter geliefert. Bei *Cymothoa* ist der Nahrungsdotter so umfangreich, dass sich ein besonderer Dottersack

entwickelt, um ihn aufzunehmen, und er erst einige Zeit nachdem der Darmcanal zum continuirlichen Rohr geworden ist, vollständig resorbirt wird. Die Wandungen dieses Dottersackes sind morphologisch nichts anderes als ein besonders entwickelter Theil des Mesenterons.

LITERATUR.

Crustaceen im allgemeinen.

447) C. Spence Bate. „Report on the present state of our knowledge of the Crustacea." *Report of the British Association for* 1878.

448) C. Claus. *Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceen-Systems.* Wien, 1876.

449) A. Dohrn. „Geschichte des Krebsstammes." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. VI. 1871.

450) A. Gerstaecker. *Bronn's Thierreich*, Bd. V. *Arthropoda*, 1866.

451) Th. H. Huxley. *The Anatomy of Invertebrated Animals.* London, 1877.

452) Fritz Müller. *Für Darwin*, 1864.

Branchiopoda.

453) Brauer. „Vorläufige Mittheilung über die Entwicklung u. Lebensweise des Lepidurus (Apus) productus." *Sitz. d. Akad. d. Wissensch. Wien*, Vol. LXIX. 1874.

454) C. Claus. „Zur Kenntniss d. Baues u. d. Entwicklung von Branchipus stagnalis u. Apus cancriformis." *Abh. d. königl. Gesellsch. d. Wissensch. Göttingen*, Vol. XVIII. 1873.

455) C. Grobben. „Zur Entwicklungsgeschichte d. Moina rectirostris." *Arbeit. a. d. zoologisch. Institute Wien*, Vol. II. 1879.

456) E. Grube. „Bemerkungen über die Phyllopoden nebst einer Uebersicht etc." *Archiv f. Naturgeschichte*, Vol. XIX. 1853.

457) N. Joly. „Histoire d'un petit Crustacé (Artemia salina, *Leach*) etc." *Annales d. Sciences Natur.*, 2. Série, Vol. XIII. 1840.

458) N. Joly. „Recherches zoologiques, anatomiques et physiologiques sur l'Isaura cycladoides (= Estheria), nouveau genre etc." *Annales d. Sciences Natur.*, 2. Série, Vol. XVII. 1842.

459) Lereboullet. „Observations sur la génération et le développement de la Limnadia de Hermann." *Annales d. Sciences Natur.*, 5. Série, Vol. V. 1866.

460) F. Leydig. „Ueber Artemia salina u. Branchipus stagnalis." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. III. 1851.

461) G. O. Sars. „Om en dimorph Udvikling samt Generationsvexel hos Leptodora." *Vidensk. Selskab. Forhand.*, 1873.

462) G. Zaddach. *De apodis cancriformis Schaeff. anatome et historia evolutionis. Dissertatio inauguralis zootomica.* Bonnae, 1841.

Nebaliadae.

463) C. Claus. „Ueber den Bau u. die systematische Stellung von Nebalia." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXII. 1872.

464) E. Metschnikoff. *Entwicklung von Nebalia* (Russisch). 1868.

Schizopoda.

465) E. van Beneden. „Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés. II. Développement des Mysis." *Bullet. de l'Académie roy. de Belgique*, 2. Série, Tom. XXVIII. 1869.

466) C. Claus. „Ueber einige Schizopoden u. niedere Malakostraken." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XIII. 1863.

467) A. DOHRN. „Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI, 1871, p. 375. Penaeuszoaea (Larve von Euphausia).

468) E. METSCHNIKOFF. „Ueber ein Larvenstadium von Euphausia." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XIX. 1869.

469) E. METSCHNIKOFF. „Ueber den Naupliuszustand von Euphausia." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI. 1871.

Decapoda.

470) SPENCE BATE. „On the development of Decapod Crustacea." *Philos. Transactions*, 1858.

471) SPENCE BATE. „On the development of Pagurus." *Ann. and Mag. of Nat. History*, Ser. 4, Vol. II. 1868.

472) N. BOBRETZKY. *Entwicklung von Astacus und Palaemon.* Kiew, 1873. (Russisch.)

473) C. CLAUS. „Zur Kenntniss d. Malakostrakenlarven." *Würzb. naturw. Zeitschrift*, 1861.

474) R. Q. COUCH. „On the Metamorphosis of the Decapod Crustaceans." *Report Cornwall Polyt. Society*, 1848.

475) DU CANE. „On the Metamorphosis of Crustacea." *Ann. and Mag. of Nat. History*, 1839.

476) WALTER FAXON. „On the development of Palaemonetes vulgaris." *Bull. of the Mus. of Comp. Anat. Harvard, Cambridge, Mass.*, Vol. V. 1879.

477) A. DOHRN. „Untersuchungen über Bau u. Entwickl. d. Arthropoden." „Zur Entwicklungsgeschichte der Panzerkrebse. *(Scyllarus, Palinurus.)*" *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XIX. 1870.

478) A. DOHRN. „Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden." „Erster Beitrag z. Kenntniss d. Malacostraken u. ihrer Larven Amphion Reynaudi, Lophogaster, Portunus, Porcellanus, Elaphocaris." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XX. 1870.

479) A. DOHRN. „Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden." „Zweiter Beitrag, etc." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI. 1871.

480) N. JOLY. „Sur la Caridina Desmarestii." *Ann. Sciences Natur.*, Tom. XIX. 1843.

481) LEREBOULLET. „Recherches de l'embryologie comparée: sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Écrevisse." *Mém. Savans Étrang. Paris*, Vol. XVII. 1862.

482) P. MAYER. „Zur Entwicklungsgeschichte d. Dekapoden." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. XI. 1877.

483) FRITZ MÜLLER. „Die Verwandlung der Porcellana." *Archiv f. Naturgeschichte*, 1862.

484) FRITZ MÜLLER. „Die Verwandlungen d. Garneelen." *Archiv f. Naturgeschichte*, Tom. XXIX.

485) FRITZ MÜLLER. „Ueber die Naupliusbrut d. Garneelen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXX. 1878.

486) T. J. PARKER. „An account of Reichenbach's researches on the early development of the Fresh-water Crayfish." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XVIII. 1878.

487) H. RATHKE. *Ueber die Bildung u. Entwickl. d. Flusskrebses.* Leipzig, 1829.

488) H. REICHENBACH. „Die Embryoanlage u. erste Entwicklung d. Flusskrebses." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIX. 1877.

489) F. RICHTERS. „Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte d. Loricaten." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIII. 1873.

490) G. O. SARS. „Om Hummers postembryonale Udvikling." *Vidensk. Selsk. Forh.* Christiania, 1874.

491) SIDNEY J. SMITH. „The early stages of the American Lobster." *Trans. of the Connecticut Acad. of Arts and Sciences*, Vol. II, Part 2, 1873.

492) R. v. WILLEMOES-SUHM. „Preliminary note on the development of some pelagic Decapoda." *Proceed. of the Royal Society*, 1876.

Stomatopoda.

493) W. K. Brooks. „On the larval stages of Squilla empusa." *Chesapeake Zoological Laboratory, Scientific results of the Session of* 1878. Baltimore, 1879.

494) C. Claus. „Die Metamorphose der Squilliden." *Abhandl. der königl. Gesellsch. der Wiss. zu Göttingen*, 1871.

495) Fr. Müller. „Bruchstücke aus d. Entwicklungsgeschichte d. Maulfüsser, I. u. II." *Archiv f. Naturgeschichte*, Vol. XXVIII, 1862, and Vol. XXIX, 1863.

Cumacea.

496) A. Dohrn. „Ueber Bau u. Entwicklung d. Cumaceen." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. V. 1870.

Isopoda.

497) Ed. van Beneden. „Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés. I. Asellus aquaticus." *Bullet. de l'Acad. roy. de Belgique*, 2me série, Tom. XXVIII, No. 7. 1869.

498) N. Bobretzky. „Zur Embryologie des Oniscus murarius." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIV. 1874.

499) J. F. Bullar. „On the development of the parasitic Isopoda." *Phil. Trans.*, Part II. 1878.

500) A. Dohrn. „Die embryonale Entwickl. des Asellus aquaticus." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XVII. 1867.

501) H. Rathke. *Untersuchungen über d. Bildung u. Entwicklung d. Wasserassel.* Leipzig, 1832.

502) H. Rathke. *Zur Morphologie. Reisebemerkungen aus Taurien.* Riga u. Leipzig, 1837. *(Bopyrus, Idothea, Ligia, Ianira.)*

Amphipoda.

503) Ed. van Beneden und E. Bessels. „Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes." *Classe des Sciences de l'Acad. roy. de Belgique,* Vol. XXXIV. 1868.

504) De la Valette St. George. „Studien über d. Entwicklung d. Amphipoden." *Abhandl. d. naturforsch. Gesellsch. zu Halle*, Bd. V. 1860.

Copepoda.

505) E. van Beneden und E. Bessels. „Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes." *Classe des Sciences de l'Acad. roy. de Belgique,* Vol. XXXIV. 1868.

506) E. van Beneden. „Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés IV. Anchorella, Lernaeopoda, Branchiella, Hessia." *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 2me série, T. XXIX. 1870.

507) C. Claus. „Zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte d. Copepoden." *Arch. f. Naturgesch.* 1858.

508) C. Claus. „Untersuchungen über die Organisation u. Verwandtschaft der Copepoden." *Würzburger naturwiss. Zeitschr.*, Bd. III. 1862.

509) C. Claus. „Ueber den Bau u. d. Entwickl. von Achtheres percarum." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XI. 1862.

510) C. Claus. *Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee u. des Mittelmeeres.* Leipzig, 1863.

511) C. Claus. „Ueber die Entwicklung, Organisation u. systematische Stellung d. Argulidae." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXV. 1875.

512) P. P. C. Hoek. „Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken." *Niederländisches Archiv*, Vol. IV. 1877.

513) Nordmann. *Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere.* II. Heft. 1832.

514) Salensky. „Sphaeronella Leuckartii." *Archiv f. Naturgeschichte*, 1868.

515) F. Vejdovsky. „Untersuchungen über d. Anat. u. Metamorph. v. Tracheliastes polycolpus." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIX. 1877.

Cirripedia.

516) C. Spence Bate. „On the development of the Cirripedia." *Annals and Mag. of Natur. History.* Second Series, VIII. 1851.

517) E. van Beneden. „Développement des Sacculines." *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 1870.

518) C. Claus. *Die Cypris-ähnliche Larve der Cirripedien.* Marburg, 1869.

519) Ch. Darwin. *A monograph of the sub-class Cirripedia*, 2 Vols., Ray Society, 1851—54.

520) A. Dohrn. „Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. IX. Eine neue Naupliusform (Archizoëa gigas)." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XX. 1870.

521) P. P. C. Hoek. „Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. I. Embryologie von Balanus." *Niederländisches Archiv f. Zoologie*, Vol. III. 1876—77.

522) R. Kossmann. „Suctoria u. Lepadidae." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institute d. Univers. Würzb.*, Vol. I. 1873.

523) Aug. Krohn. „Beobachtungen über die Entwicklung der Cirripedien." *Wiegmann's Archiv f. Naturgeschichte*, XXVI. 1860.

524) E. Metschnikoff. *Sitzungsberichte d. Versammlung deutscher Naturforscher zu Hannover*, 1865. *(Balanus balanoides.)*

525) Fritz Müller. „Die Rhizocephalen." *Archiv f. Naturgesch.*, 1862—63.

526) F. C. Noll. „Kochlorine hamata, ein bohrendes Cirriped." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXV. 1875.

527) A. Pagenstecher. „Beiträge zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte von Lepas pectinata." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIII. 1863.

528) J. V. Thompson. *Zoological Researches and Illustrations*, Vol. I., Part. I. Memoir IV. On the Cirripedes or Barnacles. 8vo. Cork, 1830.

529) J. V. Thompson. „Discovery of the Metamorphosis in the second type of the Cirripedes, viz. the Lepades completing the natural history of these singular animals and confirming their affinity with the Crustacea." *Phil. Trans.*, 1835. Part II.

530) R. von Willemoes-Suhm. „On the development of Lepas fascicularis." *Phil. Trans.*, Vol. 166. 1876.

Ostracoda.

531) C. Claus. „Zur näheren Kenntniss der Jugendformen von Cypris ovum." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XV. 1865.

532) C. Claus. „Beiträge zur Kenntniss der Ostracoden. Entwicklungsgeschichte von Cypris ovum." *Schriften d. Gesellsch. zur Beförderung d. gesammten Naturwiss. zu Marburg*, Vol. IX. 1868.

XIX. CAPITEL.

POECILOPODA, PYCNOGONIDA, TARDIGRADA UND LINGUATULIDA. VERGLEICHENDE ZUSAMMENFASSUNG DER ARTHROPODENENTWICKLUNG.

Die im vorliegenden Capitel noch zu behandelnden Gruppen gehören unstreitig zu den Arthropoden. Sie stehen aber unter sich in keinem näheren Zusammenhang und für jede einzelne Gruppe ist es noch ungewiss, mit welchem der Hauptstämme sie zu verknüpfen wäre. Möglicherweise sind es sämmtlich Abzweigungen des Arachnidenstammes.

POECILOPODA.

Die Entwicklung von *Limulus* wurde von DOHRN (No. 533) und PACKARD (No. 534) untersucht. Die Eier werden nahe der Hochwassermarke in den Sand abgelegt. Sie sind von einem aus mehreren Schichten bestehenden dicken Chorion umhüllt und innerhalb desselben findet sich (wenigstens während der späteren Entwicklungsstadien) eine Membran, welche deutliche Spuren von Zellumrissen zeigt [1]).

Die Furchung ist centrolecithal und endigt mit der Bildung eines Blastoderms, das eine centrale Dottermasse einschliesst. Darauf entsteht eine Bauchplatte, welche in der Gegend, wo sich später das Abdomen entwickelt, verdickt erscheint. In der Cephalothoraxgegend werden bald sechs Segmente in schwachen Spuren sichtbar und ihre Enden wachsen zu vorragenden Anhängen aus (Fig. 245 *A*); es sind deren sechs Paare, die von vorn nach hinten an Grösse zunehmen. Um diese Zeit kommt ein Stomodaeum *(m)* zum Vorschein, das noch etwas vor dem vordersten Anhangspaar seine Lage hat [2]).

[1]) Die Natur dieser inneren Membran ist noch unklar. PACKARD glaubt, sie werde nach der Bildung der Gliedmaassen abgeworfen und sei dem Amnion der Insecten gleichwerthig, während DOHRN sie für ein Product der Follikelzellen hält.

[2]) DOHRN fand zuerst nur fünf Anhänge, glaubt aber, der sechste (der vorderste) möchte wohl vorhanden und blos nicht sichtbar gewesen sein.

Im Laufe der nächsten paar Tage werden die beiden ersten Anhänge der Abdominalgegend angelegt (siehe Fig. 245 *C*, wo diese Abdominalanhänge von einem späteren Stadium dargestellt sind) und zeigen eine ganz andere Gestalt und Richtung als diejenigen des Cephalothorax. Letztere biegen sich in halber Länge derart um, dass ihre Enden gegen die Medianlinie sehen (Fig. 245 *B*). Der Körper des Embryos zerfällt nun deutlich in zwei Abschnitte — den Cephalothorax vorn und das Abdomen hinten — welche beide in Segmente getheilt sind.

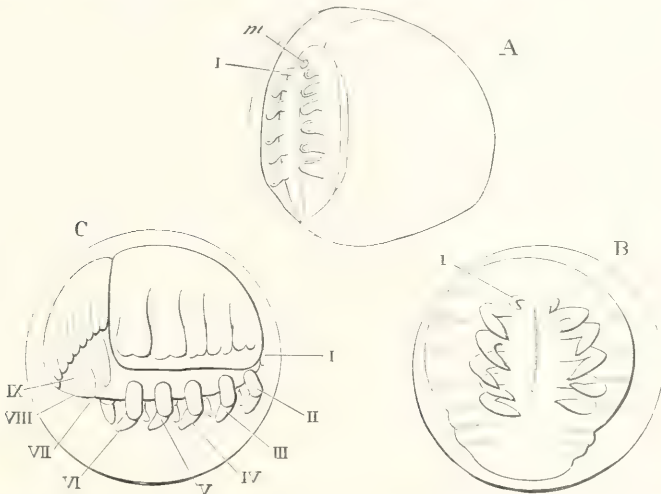


Fig. 245. Drei Entwicklungsstadien von *Limulus polyphemus*. (Aus PACKARD mit einigen Aenderungen.)

A. Embryo, bei dem sich die Brustgliedmaassen und der Mund an der Bauchplatte entwickelt haben. Der äusserste Umriss stellt das von PACKARD für das Amnion gehaltene Gebilde dar.

B. Etwas älterer Embryo, von der Bauchseite.

C. Noch älterer Embryo kurz vor der Ablösung des Chorions, von der Seite. Es sind sämmtliche Segmente des Abdomens und drei Anhänge desselben angelegt. *m*. Mund; *I—IX*. Anhänge.

Rings um den Rand der Bauchplatte zieht sich ein deutlicher Wulst — die Anlage des Kopfbrustschildes.

Mit dem weiteren Wachsthum des Embryos löst sich das Chorion ab und wird abgeworfen, so dass der Embryo nur noch von der inneren Membran umhüllt wird. Er hat eine entschiedene ventrale Krümmung und der Abdominalabschnitt wird ansehnlich gross und bildet eine Art von Mütze am hinteren Ende, während sich seine gewölbte Rückenfläche in Segmente abtheilt (Fig. 245 *C*). Nach DOHRN sind es deren sieben, nach PACKARD aber neun, deren letztes die Anlage des Schwanzstachels darstellt.

Im Brustabschnitt entsteht das Nervensystem auf dieser Stufe in Form eines mit Ganglien versehenen Stranges (DOHRN), der keinerlei Aehnlichkeit mit dem eigenthümlichen Schlundring des Erwachsenen hat. Der Mund soll nun nach DOHRN zwischen dem zweiten Gliedmaassenpaar liegen, so dass er also, wenn die vorhandenen Beschreibungen richtig

sind, inzwischen seine Lage in Beziehung zu den Anhängen geändert haben muss. Zwischen Thorax und Abdomen erheben sich zwei Papillen, welche die sogenannte Unterlippe des Erwachsenen bilden; nach ihrer Lage und späten Entwicklung dürfen sie aber wohl kaum als Segmentanhänge beurtheilt werden. In der Folge treten alle Theile deutlicher hervor, während die Membran, in der die Larve liegt, gewaltig ausgedehnt wird (Fig. 246 *A*). Auf dem dritten (Packard) oder vierten (Dohrn) Segment des Cephalothorax entwickeln sich die Anlagen der zusammengesetzten und vorne nahe der Medianlinie die einfachen Augen. Die Anlagen der inneren Fortsätze der Scheeren an den Cephalothoraxanhängen entstehen in Form von Knospen. Die Abdominalanhänge werden mehr plattenförmig und hinter den beiden schon vorhandenen tritt die erste Spur eines dritten Paares auf. Das Herz erscheint an der Rückenseite.

Nun findet eine Häutung statt und in dem nächsten Stadium haben sich die Gliedmaassen schon viel mehr dem fertigen Zustand angenähert (Fig. 246 *A*). Die Kopfbrustanhänge gliedern sich vollständig, die beiden vorderen Abdominalanhänge *(VII)* rücken zusammen und beginnen schon dem Operculum des Erwachsenen zu gleichen, und am zweiten Paar entsteht ein kleiner innerer Ast. Die Gliederung des nun stark gewölbten Cephalothorax tritt weniger hervor, ist jedoch immerhin in der Anordnung der Dottermassen angedeutet, welche die künftigen Leberdivertikel bilden.

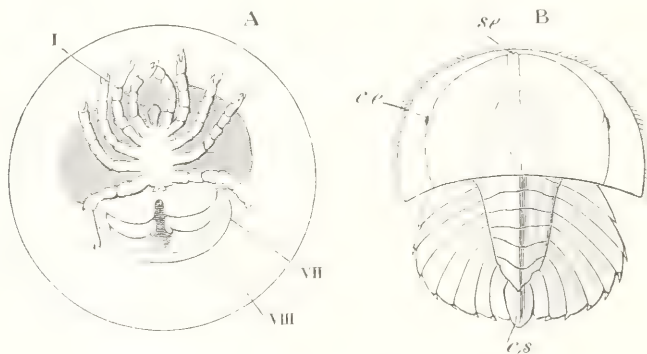


Fig. 246. Zwei Entwicklungsstadien von *Limulus polyphemus*. (Nach Dohrn.)
A. Ein ziemlich vorgeschrittener Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen, in die ausgedehnte innere Membran gehüllt; von der Bauchseite.
B. Ein älterer Embryo im Trilobitenstadium, von der Rückenseite.
I, VII, VIII erster, siebenter und achter Anhang. *cs.* Schwanzstachel; *se.* einfaches Auge; *ce.* zusammengesetztes Auge.

Bald nach diesem Stadium schlüpft der Embryo aus und erlangt um diese Zeit eine Form, in welcher er (Fig. 246 *B*), wie Dohrn und Packard zeigten, die auffallendste Aehnlichkeit mit einem Trilobiten darbietet.

Von der Rückenseite gesehen zerfällt er in zwei scharf getrennte Regionen, den Cephalothorax vorn und das Abdomen hinten. Der

Cephalothorax ist viel flacher und breiter geworden, hat jede Spur seiner früheren Gliederung verloren und ist nun deutlich dreilappig. Der mittlere Lappen bildet einen vorspringenden Kiel und an der Einfügungslinie der flachen seitlichen Lappen liegen die beiden Augenpaare *(se* und *ce)*. Auch die Abdominalregion ist deutlich dreilappig und in neun Segmente gegliedert; das letzte, blos aus einem medianen Fortsatz bestehend, ist das Rudiment des Schwanzstachels. Die Ränder des zweiten bis siebenten Segments sind mit Stacheln bewaffnet. Die Anhänge haben minder beträchtliche Aenderungen erlitten. Die des vordersten Paares stossen beinah in der Mittellinie vor dem Munde zusammen, welcher durch eine grosse Oberlippe vollständig bedeckt wird. Die beiden Abdominalanhänge des zweiten Paares sind jeder mit vier dicht an seiner Basis befestigten Kiemenlamellen versehen.

Drei Wochen nach dem Ausschlüpfen erfolgt eine Häutung und die Larve geht aus dem Trilobiten- in das Limuloidstadium über. Die Gliederung des Abdomens ist weniger deutlich geworden und dieser Theil besitzt schon nahezu seine fertige Form. Der Schwanzstachel ist länger, aber immer noch relativ kurz. Es ist ein viertes Paar Abdominalanhänge aufgetreten und die Theile des ersten Paars sind fast verschmolzen, während sich die des zweiten und dritten gegliedert haben, der äussere Ast in vier, der innere in drei Glieder. Ausserdem sind an den Basalgliedern des zweiten und dritten Abdominalanhangs neue Kiemenlamellen zum Vorschein gekommen.

Die ferneren Veränderungen sind nur von geringer Bedeutung. Sie erfordern jedoch eine Reihe von Häutungen. Die jungen Larven schwimmen lebhaft an der Oberfläche des Meeres umher.

Unsere in mancher Hinsicht noch unvollkommene Kenntniss von der Entwicklung des *Limulus* reicht nicht aus, um bestimmt sagen zu können, ob er mit den Crustaceen oder mit den Arachniden näher verwandt oder gar der Vertreter eines besonderen Stammes ist.

Der einigermaassen crustaceenartige Charakter der zweiästigen Abdominalfüsse u. s. w. lässt sich nicht ableugnen, zugleich aber scheinen mir die Charaktere des ganzen Embryos entschieden mehr auf die Arachniden als auf die Crustaceen hinzuweisen. Namentlich unmittelbar nach der Ausbildung der ersten Anhänge hat er ein unstreitig arachnidenhaftes Aussehen. Man braucht sich blos zu erinnern, dass die Gliedmaassen beim ersten Auftreten alle eine postorale Lage haben. Darin stimmen sie mit den Anhängen der Arachniden überein und es ist wohl möglich, dass das erste Paar den Cheliceren der Arachniden entspricht, welche, wie früher gezeigt wurde, thatsächlich postorale Anhänge und keineswegs den Antennen homolog sind [1]).

Die sechs Brustanhänge können also mit den sechs Arachniden-

[1]) Dohrn glaubt, dass er im stande gewesen sei nachzuweisen, dass das erste Anhangspaar von *Limulus* im Embryo von den oberen Schlundganglien aus innervirt werde. Seine Beobachtungen scheinen mir jedoch nicht überzeugend zu sein, und wenn wir nach dem urtheilen, was wir aus der Entwicklung der Arachniden wissen, so kann der Innervirung dieser Anhänge beim Erwachsenen keine morphologische Bedeutung beigemessen werden.

gliedmaassen verglichen werden, denen sie auch durch ihre Beziehung zum Munde, die Laden an ihrer Basis u. s. w. ähnlich sind.

Das Vorkommen von Abdominalanhängen hinter den sechs cephalothorakalen widerstreitet keineswegs der Arachnidenverwandtschaft von *Limulus*, da ja auch bei den Arachniden im Embryonalzustand immer Abdominalanhänge zu finden sind. Der Bau derselben ist hier wahrscheinlich secundär der Wasserathmung angepasst, denn wenn *Limulus* überhaupt mit dem Stamm der Tracheaten verwandt ist, so muss er wohl (aus den bereits bei den Tracheaten angeführten Gründen) von luftathmenden Formen abstammen und seine Wasserathmung erst später erworben haben. Die Vereinigung der beiden Hälften der Geschlechtsorgane ist gleichfalls ein Arachnidencharakter und die Lage der Geschlechtsöffnungen bei *Limulus* gleicht mehr der beim Scorpion als bei den Crustaceen.

Ein genaueres Studium der Entwicklung würde höchst wahrscheinlich die Verwandtschaftsverhältnisse von *Limulus* noch weiter aufklären, und wenn sich PACKARD's Ansicht über die Natur der inneren Eihaut bestätigen sollte, so wäre damit abermals ein starker Beweis zu Gunsten seiner Arachnidenverwandtschaft gegeben.

LITERATUR.

533 A. DOHRN. „Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden (Limulus polyphemus)." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. VI. 1871.

534 A. S. PACKARD. „The development of Limulus polyphemus." *Mem. Boston Soc. Nat. History*, Vol. II. 1872.

PYCNOGONIDA.

Während der ersten Zeit ihrer Entwicklung werden die Embryonen stets vom Männchen in Säcken herumgetragen, die an einem speciell zu diesem Zwecke umgestalteten Gliedmaassenpaar (dem dritten) befestigt sind. Die Furchung des Eies ist vollständig und bei den meisten Formen entwickelt sich dann innerhalb der Eischale eine Larve mit drei Paar zweigliedrigen Anhängen und einem zwischen dem vordersten Paar gelegenen Rostrum.

Am besten nehmen wir die von DOHRN (No. 536) untersuchte Form *Achelia laevis* als Typus.

Die Larve derselben ist beim Auskriechen mit den drei typischen Anhangspaaren versehen. Das vorderste ist mit einer Scheere, die beiden folgenden mit Klauen ausgestattet. DOHRN gibt an, er habe sich überzeugt, dass von diesen drei Paaren das vorderste vom oberen Schlundganglion, die beiden andern von zwei Nerven innervirt werden, die aus zwei unvollständig vereinigten Bauchganglien hervortreten. Die Larve besitzt ein aus zwei verschmolzenen Pigmentflecken gebildetes medianes Auge und einen einfachen Magen.

Die allmähliche Umwandlung der Larve in das fertige Thier besteht in der Verlängerung des hinteren Körperendes zu einer Papille und der später daselbst erfolgenden Bildung des Afters, während zu beiden Seiten

der Analpapille die Anlagen eines neuen Anhangspaars — des ersten Gangbeinpaares des Erwachsenen — zum Vorschein kommen. Die drei übrigen Gliedmaassenpaare entstehen successive als seitliche Auswüchse und ihre Ausbildung vollendet sich durch mehrere Häutungen. Während sie grösser werden, verlängern sich Blindschläuche des Magens in sie hinein. Für jedes Paar erscheint ein besonderes Ganglion. Während dieser Vorgänge unterliegen die drei Paar Larvenanhänge einer bedeutenden Rückbildung. Das erste Paar wird einfach kleiner, das zweite aber verliert seine Klauen und das dritte wird zu einem blossen Stummel. Beim Erwachsenen vergrössert sich das zweite Anhangspaar wieder und stellt die sogenannten Palpi dar, während sich das dritte Paar beim Männchen zu den die Eier tragenden Anhängen entwickelt, beim Weibchen aber verkümmert. Das erste Paar wird zu den parallel mit dem Rostrum liegenden Anhängen, die man bald als Pedipalpen, bald als Antennen bezeichnet.

Die Analpapille ist ein rudimentäres Abdomen und enthält auch, wie DOHRN gezeigt hat, Rudimente von zwei Ganglienpaaren.

Die Larven von *Phoxichilidium* schmarotzen auf verschiedenen Hydrozoen (*Hydractinia* etc.). Sie klettern gleich nach dem Ausschlüpfen auf einen Hydractinienstock. Anfangs sind sie mit den drei normalen Paaren von Larvenanhängen versehen, aber bald werden die beiden hinteren abgeworfen, während sich allmählich durch eine Reihe von Häutungen der hintere Theil des Rumpfes mit den vier dazu gehörigen Gangbeinpaaren entwickelt. Mit Ausnahme des hintersten Paares sind die Beine schon mit der ersten Häutung nach dem Freiwerden der Larve vollständig ausgebildet. Bei der Gattung *Pallene* ist die Metamorphose abgekürzt und die Jungen schlüpfen mit der ganzen Ausrüstung von Anhängen aus.

Die systematische Stellung der Pycnogoniden ist noch nicht mit genügender Sicherheit ermittelt. Die sechsbeinige Larve zeigt weiter keinen der charakteristischen Züge des Nauplius, als dass sie dieselbe Zahl von Anhängen besitzt.

Die Zahl der Gliedmaassen bei den Pycnogoniden (7) stimmt nicht mit derjenigen der Arachniden überein. Anderseits weist das Vorhandensein von mit Scheeren bewaffneten, beim Erwachsenen vom oberen Schlundganglion aus innervirten Anhängen eher auf eine Abstammung der Pycnogoniden und Arachniden von einer gemeinsamen Urform hin, obgleich, wie oben gezeigt wurde (S. 430), alle embryonalen Anhänge der wahren Arachniden von postoralen Ganglien versorgt werden. Jedenfalls muss die Innervirung dieser Anhänge bei den Larven der Pycnogoniden noch genauer untersucht werden. Das überzählige Gliedmaassenpaar bei den letzteren aber ist kein Grund gegen die Möglichkeit eines solchen Verwandtschaftsverhältnisses, da ja die Embryonen der meisten Arachniden sogar vier solche überzählige Paare besitzen. Ohne Zweifel müssen sich beide Gruppen schon sehr früh von einander getrennt haben.

LITERATUR.

535) G. CAVANNA. „Studie e ricerche sui Picnogonidi.“ *Pubblicazioni del R. Instituto di Studi superiori in Firenze,* 1877.

536) Ant. Dohrn. „Ueber Entwicklung u. Bau d. Pycnogoniden." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. V. 1870, und „Neue Untersuchungen über Pycnogoniden." *Mittheilungen a. d. zoologischen Station zu Neapel*, Bd. I. 1878.

537) G. Hodge. „Observations on a species of Pycnogon etc." *Annals and Mag. of Nat. History*, Vol. IX. 1862.

538) C. Semper. „Ueber Pycnogoniden u. ihre in Hydroiden schmarotzenden Larvenformen." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. I. 1874.

PENTASTOMIDA.

Die Entwicklung und Metamorphose von *Pentastomum taenioides* wurde durch Leuckart (No. 540) vollständig bearbeitet und soll uns daher auch als Typus für diese Gruppe dienen.

Im geschlechtsreifen Zustande bewohnt es die Nasenhöhlen des Hundes. Die erste Embryonalentwicklung findet statt, während das Ei langsam im Uterus herabsteigt. Die Furchung scheint vollständig zu sein und führt zur Bildung einer eiförmigen Masse, in der sich kaum noch die einzelnen Zellen unterscheiden lassen. Allmählich differenzirt sich dieselbe zu einem charakteristischen Embryo, der in Rumpf und Schwanz zerfällt. Der letztere sitzt an der Bauchfläche des Rumpfes und an diesem entsteht ein Paar ungegliederter stummelförmiger Anhänge, die jeder mit einem Klauenpaar versehen sind. Am Vorderende entsteht der Mund mit ventralem Stachel und seitlichen Haken, die vielleicht verkümmerte Kiefer darstellen. Der Stachel dient als Bohrapparat und ein Gebilde von ähnlicher Function bildet sich auch am Ende des Schwanzes aus. Nun erscheint eine Larvencuticula, die sich bald vom Embryo loslöst ausser an der Rückenfläche, wo sie fest mit einer eigenthümlichen Papille verbunden bleibt. Diese theilt sich nachher in zwei Abschnitte, von denen der eine an der Cuticula hängen bleibt, während der mit dem Embryo zusammenhängende Abschnitt ein erhabenes, in einer becherförmigen Grube liegendes Kreuz darstellt. Das ganze Gebilde wurde, jedoch ohne genügenden Grund, mit dem Rückenorgan der Crustaceen verglichen.

Die Eier, welche den Embryo in dem eben beschriebenen Zustand enthalten, werden schliesslich mit dem Nasenschleim nach aussen befördert, und gelangen sie nun in den Darmcanal eines Kaninchens oder eines Hasen, so werden die Embryonen durch die Wirkung des Magensaftes frei. Sie bahnen sich von da aus ihren Weg in die Lungen oder die Leber ihres neuen Wirthes, wo sie von einer Kapsel umschlossen werden, innerhalb deren sie eine merkwürdige Metamorphose durchmachen. Sie sind jedoch so klein und zart, dass Leuckart erst acht Wochen nach ihrem Eintritt in den Darmcanal ihre Structur zu erkennen vermochte. Um diese Zeit sind sie zu unregelmässig gestalteten Organismen geworden, die nur eine sehr entfernte Aehnlichkeit mit den früheren Embryonen haben. Sie entbehren der früheren Anhänge, aber der Darmcanal ist nun deutlich differenzirt. Die Reste von zwei Cuticulae in der Kapsel scheinen darzuthun, dass diese Veränderungen während zwei Häutungen abliefen.

Mit den folgenden Häutungen differenziren sich allmählich auch die verschiedenen Organe der unter dem Namen *Pentastomum denticulatum*

bekannten Larvenform immer vollständiger. Nach der ersten (d. h. eigentlich dritten) Häutung erscheinen der Schlundring und noch nicht geschlechtlich differenzirte Sexualorgane. Mit der vierten (= sechsten) Häutung treten die beiden Hakenpaare des Erwachsenen in Taschen auf, die sich etwas früher entwickelt hatten, und der Körper erhält seine geringelte Beschaffenheit. In einem etwas jüngeren Stadium schon prägt sich das Geschlecht der Larve in den Anlagen der äusseren Geschlechtsorgane aus.

Nach mehreren weiteren Häutungen, die ungefähr innerhalb sechs Monaten nach dem Eindringen des Embryos in seinen Zwischenwirth ablaufen, hat die Larve ihre Entwicklung ganz durchgemacht und nun eine Form erlangt, in der sie schon längst als *Pentastomum denticulatum* bekannt war. Nun verlässt sie ihre Kapsel und beginnt sich umherzubewegen. In diesem Zustand ist sie so weit vorbereitet, um in ihren eigentlichen Wirth übergeführt zu werden; geschieht dies aber nicht, so kann sie sich abermals einkapseln.

Wird jedoch der mit einem *Pentastomum denticulatum* inficirte Körpertheil eines Kaninchens oder eines Hasen von einem Hund oder Wolf verzehrt, so dringt der Parasit in die Nasenhöhle des letzteren ein und wird nach weiteren Häutungen zu einem völlig ausgebildeten geschlechtsreifen *Pentastomum taenioides,* das nur in geringem Grade vom *P. denticulatum* abweicht.

Die Larvenwanderungen von *Pentastomum* gleichen also in ihren allgemeinen Zügen denen der Cestoden.

Die innere Anatomie des ausgewachsenen *Pentastomum* sowohl wie die Charaktere der Larve mit ihren zwei Paaren klauenbewaffneter Anhänge dürften wohl genügen, um die Zutheilung desselben zu den Arthropoden zurückzuweisen, während sich nicht leicht angeben lassen möchte, warum es nicht etwa mit *Myzostomum* (siehe S. 352) oder ähnlichen Formen zusammengestellt werden könnte. Es ist wohl kaum genügender Grund vorhanden, um seine Einreihung in die Arachniden und neben die Milben zu rechtfertigen. Wenn wenigstens die Ringelung am Körper der Pentastomiden als Anzeichen einer wirklichen Gliederung aufzufassen ist, so können dieselben offenbar nicht in nähere Beziehung zu den Milben gebracht werden.

LITERATUR.

539) P. J. van Beneden. „Recherches s. l'organisation et le développement d. Linguatules." *Ann. d. Scien. Nat.*, 3. sér., Vol. XI.

540) R. Leuckart. „Bau u. Entwicklungsgeschichte d. Pentastomen." Leipzig und Heidelberg, 1860.

TARDIGRADA.

Ueber die Entwicklung der Tardigraden ist sehr wenig bekannt. Auf eine vollständige und reguläre Furchung (von Siebold, Kaufmann, No. 541) folgt das Auftreten einer Furche an der Bauchseite, welche eine ventrale Krümmung andeutet. Um dieselbe Zeit theilen sich die Zellen in eine epiblastische Hüllschicht und eine ventrale Hypoblastmasse.

Die Bewaffnung des Schlundes entsteht sehr früh am Vorderende und die Gliedmaassen entwickeln sich successive von vorn nach hinten.

Diese abgerissenen Einzelheiten werfen natürlich kein Licht auf die systematische Stellung dieser Gruppe.

LITERATUR.

541) J. Kaufmann. „Ueber die Entwicklung u. systematische Stellung der Tardigraden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. III. 1851.

Schlussbetrachtung über die Arthropodenentwicklung.

Die zahlreichen Charaktere, welche sämmtlichen Arthropoden gemeinsam zukommen, haben Veranlassung gegeben, dieselben zu einem Phylum zu vereinigen; allein durch die neuesten Untersuchungen über die Phylogenie der Tracheaten und Crustaceen sind mehrfache Zweifel dagegen wachgerufen worden, ohne dass anderseits bisher genügender Grund vorhanden wäre, um den in diesem Capitel beschriebenen kleineren Gruppen mit Sicherheit eine bestimmte Stellung innerhalb irgend einer dieser Classen anweisen zu können. Es ist wohl kaum zu bezweifeln, dass die Tracheaten von einem landbewohnenden, mit *Peripatus* verwandten Annelidentypus abstammen. Die Verwandtschaftsbeziehungen von *Peripatus* zu den Tracheaten sind, wie früher dargelegt wurde (S. 367), sehr einleuchtend; zugleich erscheint es aber unmöglich, *Peripatus* etwa einfach als einen herabgekommenen Tracheaten zu betrachten, weil er jene unzweifelhaften Annelidenorgane, die Nephridien besitzt und weil seine geographische Verbreitung beweist, dass er jedenfalls eine sehr alte Form ist.

Die Crustaceen ihrerseits stammen offenbar von einem Phyllopoden-ähnlichen Vorfahren ab, der auf keinerlei Weise mit *Peripatus* näher verwandt sein kann.

Die etwas überraschende Folgerung, dass somit die Arthropoden eine zwiefache Abstammung haben, wird im ganzen durchaus von der Anatomie beider Gruppen unterstützt. Ohne dies hier im Einzelnen nachweisen zu wollen, mache ich nur darauf aufmerksam, dass die Crustaceenanhänge typisch zweiästig sind, während dies bei den Tracheaten niemals und auf keiner Entwicklungsstufe der Fall ist[1]), und die Aehnlichkeit zwischen den Anhängen einiger höherer Crustaceen und denen vieler Tracheaten ist eine blosse Anpassungserscheinung und lässt sich keinesfalls als Grund für die Verwandtschaft beider Gruppen anführen.

Die Aehnlichkeit so vieler Organe ist dadurch zu erklären, dass eben beide Gruppen Abkömmlinge von Annelidenvorfahren sind. Die Uebereinstimmung im Bau der zusammengesetzten Augen in beiden Gruppen lässt sich jedoch nicht auf diese Weise begreifen und bildet

[1]) Die zweigeisseligen Antennen von ***Pauropus*** unter den Myriapoden sind kaum als ein Vorkommniss zu betrachten, das eine Ausnahme von dieser Regel begründete.

eine der grössten Schwierigkeiten für unsere Ansicht. Immerhin ist bemerkenswerth, dass das Auge von *Peripatus*[1]) wieder nach einem andern Typus gebaut ist als sowohl die einfachen wie die zusammengesetzten Augen der meisten Arthropoden.

Der Schluss, dass die Crustaceen und die Tracheaten zwei verschiedenen Stämmen angehören, wird durch einen Blick auf ihre Entwicklungsgeschichte bestätigt. Sie haben allerdings die centrolecithale Furchung gemein, aber wie bereits auseinandergesetzt wurde, ist die Furchung kein zuverlässiger Führer zum Aufsuchen der Verwandtschaften.

Bei den Tracheaten entsteht das Archenteron, so viel wir wissen, niemals durch Invagination[2]), während bei den Crustaceen die Thatsachen dafür sprechen, dass die Invagination der gewöhnliche und ohne Zweifel auch der ursprüngliche Bildungsmodus ist.

Bei den Tracheaten steht die Bildung des Mesoblasts in Zusammenhang mit einer medianen Verdickung der Bauchplatte. Die so entstandene unpaarige Mesoblastplatte theilt sich dann in zwei jederseits der Mittellinie verlaufende Streifen.

Bei den Spinnen und Myriapoden und wahrscheinlich auch bei den Insecten zerfallen diese beiden Mesoblaststreifen später in einzelne Somiten, deren Hohlraum sich in die Gliedmaassen fortsetzt.

Bei den Crustaceen dagegen geht die Bildung des Mesoblasts in der Regel von den Wandungen der Einstülpung aus, welche dem Mesenteron den Ursprung gibt.

Es theilt sich auch nicht in zwei getrennte Streifen, sondern stellt eine Schicht zerstreuter Zellen zwischen Epi- und Hypoblast dar; auch zerfällt es gewöhnlich nicht in Somiten, und wenn etwa in einzelnen Fällen Somiten gefunden worden sind, so gleichen sie doch nicht denen der Tracheaten.

Das Proktodaeum bildet sich bei den Crustaceen meistens früher und nur selten später[3]) als das Stomodaeum. Das Gegentheil gilt für die Tracheaten. Bei den Crustaceen sind Prokto- und Stomodaeum, ganz besonders das erstere, sehr lang und liefern in der Regel den grössten Theil des Darmcanals, während das Mesenteron meistens sehr kurz bleibt.

Bei den Tracheaten ist das Mesenteron stets von ansehnlicher Grösse, das Proktodaeum dagegen immer kurz. Die Abstammung der Malpighi'schen Gefässe vom Proktodaeum ist fast allen Tracheaten gemeinsam, während bei den Crustaceen solche Divertikel des Proktodaeums gar nicht vorkommen.

[1]) Ich hoffe dies in einer in Vorbereitung begriffenen Arbeit über die Anatomie von *Peripatus* zeigen zu können.

[2]) STECKER's Schilderung von einer Invagination bei den Chilognathen ist nur nach anderweitiger Bestätigung als richtig aufzunehmen; siehe S. 368.

[3]) Letzteres wurde bei *Moina* beobachtet (GROBBEN).

XX. CAPITEL.

ECHINODERMATA[1]).

Die Entwicklungsgeschichte der Echinodermen zerfällt naturgemäss in zwei Abschnitte:

1) Die Entwicklung der Keimblätter und der Organsysteme, und 2) die Entwicklung der Larvenanhänge und die Metamorphose.

Die Entwicklung der Keimblätter und der Organsysteme.

Die Entwicklung der Organsysteme bietet innerhalb der ganzen Gruppe keine wesentlichen Abweichungen dar.

Holothuroidea. Die Holothurien sind am genauesten untersucht worden (SELENKA, No. 563) und mögen uns daher als Typus dienen.

Die Furchung verläuft beinah regulär, nur macht sich gegen Ende und in einigen Fällen schon früher ein Gegensatz zwischen dem oberen und unteren Pol bemerkbar.

Nach Abschluss der Furchung (Fig. 247 *A*) hat das Ei eine fast kugelrunde Gestalt und besteht aus einer einzigen Lage säulenförmiger Zellen, welche eine kleine Furchungshöhle umschliessen. Der untere Pol erscheint etwas verdickt und das Ei rotirt vermittelst feiner Cilien.

Nun kommt am unteren Pol eine Invagination zum Vorschein (Fig. 247 *B*) und gleichzeitig sprossen aus den die Einstülpung bildenden Zellen amoeboide Zellen hervor, welche später das Muskelsystem und das Bindegewebe bilden. Wahrscheinlich haben diese Zellen einen bilateral-symmetrischen Ursprung. Dieser Zustand repräsentirt das Gastrulastadium, welches allen Echinodermen gemeinsam ist. Der eingestülpte Sack ist das Archenteron. Wenn dasselbe grösser wird, so flacht sich die eine Seite des Embryos ab, während

[1] Für die Echinodermen folge ich nachstehender Eintheilung:

I. Holothuroidea.
II. Asteroidea.
III. Ophiuroidea.
IV. Echinoidea.
V. Crinoidea.

die andere sich stärker wölbt. Auf der abgeflachten Seite entsteht sodann eine neue Einstülpung, deren Oeffnung den bleibenden Mund bildet, während die Oeffnung der ersten Einstülpung als bleibender After fortbesteht (Fig. 248 *A*).

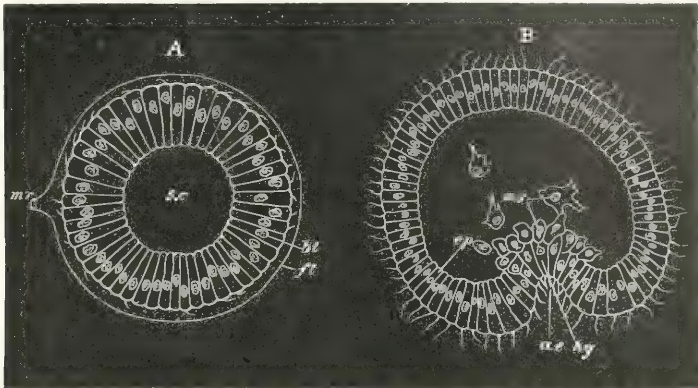


Fig. 247. Zwei Entwicklungsstadien von *Holothuria tubulosa*, im optischen Querschnitt. (Nach SELENKA.)

A. Blastosphaerenstadium am Ende der Furchung. *B*. Gastrulastadium.

mr. Mikropyle; *fl*. Chorion; *s.c*. Furchungshohle; *bl*. Blastoderm; *ep*. Epiblast; *hy*. Hypoblast; *ms*. vom Hypoblast stammende amoeboide Zellen; *a.e*. Archenteron.

Diese Vorgänge gestatten uns, den einzelnen Theilen des Embryos bereits bestimmte Namen beizulegen. Vor allem sei hervorgehoben, dass er eine bilateral-symmetrische Form angenommen hat. Er besitzt eine mehr oder weniger concave Fläche, die sich vom Mund bis fast zum After erstreckt und die wir als Ventralseite bezeichnen werden. Der After liegt am hinteren Ende. Die convexe, der Ventralseite gegenüberliegende Fläche stellt die Rückenseite dar, welche vorn mit einer abgerundeten praeoralen Vorragung endigt.

Es ist aus Fig. 248 *A* ersichtlich, dass neben der primitiven Analeinstülpung eine Blase liegt *(v.p)*. Dieselbe ist einfach durch Abschnürung vom primitiven Archenteron entstanden (Fig. 249, *Vpv*) und wird von SELENKA die Vasoperitonealblase genannt. Sie gibt der Epithelauskleidung der Leibeshöhle und des Wassergefässsystems beim Erwachsenen den Ursprung [1]). In den bis dahin entwickelten Theilen haben wir bereits die Anlagen aller bleibenden Organe vor uns.

Die Mund- und die Aftereinstülpung treffen (nach Ablösung der Vasoperitonealblase) zusammen und vereinigen sich, doch deutet eine Einschnürung noch ihre Grenze an (Fig. 248 *B*). Schliesslich geht

[1]) Die Entstehung der Vasoperitonealblase ist nicht bei allen Arten genau gleich. Bei *Holothuria tubulosa* löst sie sich vom blinden Ende des Archenterons ab, dessen Ueberrest dann der Mundeinstülpung entgegenwächst. Bei *Cucumaria* gabelt sich das Archenteron (Fig. 249) und der eine Schenkel bildet nun die Vasoperitonealblase, der andere den Hauptheil des Mesenterons.

aus jener der Mund und Oesophagus, aus dieser der ganze übrige Darmcanal hervor[1]).

Die Vasoperitonealblase macht nun eine Reihe merkwürdiger Veränderungen durch. Nach ihrer Ablösung vom Archenteron nimmt sie ihre Lage auf der linken Seite desselben, verlängert sich nach vorn und hinten hin und entsendet ungefähr von ihrer Mitte ein enges Divertikel nach der Dorsalseite des Körpers, wo sich eine Oeffnung nach aussen bildet (Fig. 248 *B*, *p*). Das Divertikel wird zum Steincanal, die Oeffnung zum Rückenporus.

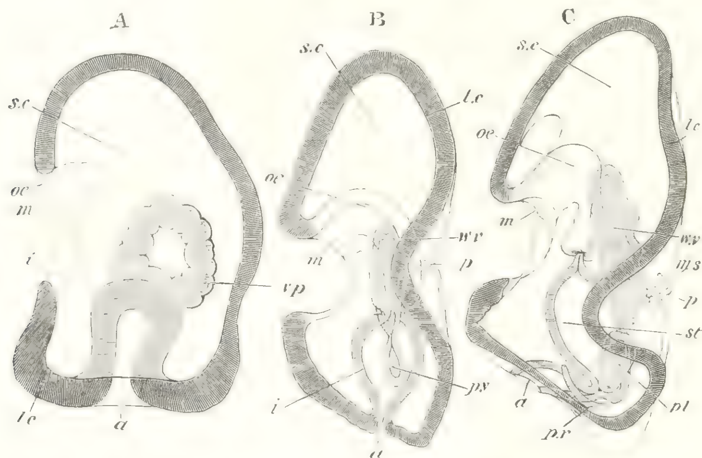


Fig. 248. Drei Entwicklungsstadien von *Holothuria tubulosa*, im optischen Längsschnitt von der Seite gesehen. (Nach SELENKA.)

m. Mund; *oe.* Oesophagus; *st.* Magen; *i.* Darm; *a.* After; *l.c.* longitudinale Wimperschnur; *v.p.* Vasoperitonealblase; *p.v.* Peritonealblase; *p.r*, *p.l.* rechte, linke Peritonealblase; *w.v.* Wassergefässblase; *p.* Rückenporus des Wassergefässsystems; *ms.* Muskelzellen.

Darauf theilt sich die Vasoperitonealblase in zwei, eine vordere (Fig. 248 *B*, *w. v*), aus welcher das Epithel des Wassergefässsystems hervorgeht, und eine hintere *(p. v)*, welche die Epithelauskleidung der Leibeshöhle liefert. Die vordere Blase (Fig. 248 *C*, *w. v*) wird fünflappig und hufeisenförmig, indem sie den Oesophagus umfasst (Fig. 256, *w. c. r*). Die fünf Lappen stellen die Anlagen der Verlängerungen des Wassergefässsystems in die Tentakel dar. Auch alle übrigen Theile des Wassergefässsystems entwickeln sich als Auswüchse der ursprünglichen Blase. Fünf derselben, die mit den ursprünglichen Divertikeln abwechseln, stellen die fünf Ambulacralcanäle dar, von welchen sich Divertikel in die Ambulacralfüsschen fortsetzen; ein sechster wird zur Poli'schen Blase. Die übrigen Theile der ursprünglichen Blase bilden den Wassergefässring.

Es muss angenommen werden, dass der Steincanal später seine

[1] Es scheint einige Unklarheit darüber zu herrschen, ein wie grosser Abschnitt des Larvenoesophagus von der Mundeinstülpung herstamme.

Verbindung mit der Aussenfläche verliert und so lose in's Innere herabhängt, obgleich die einzelnen Schritte dieses Vorgangs nicht näher verfolgt worden zu sein scheinen.

Die ursprüngliche, hinten gelegene Peritonealblase nimmt rasch an Umfang zu und theilt sich in zwei (Fig. 248 *C*, *pl* und *pr*), welche den Darmcanal von beiden Seiten umgeben und über und unter demselben zusammenstossen. Ihre äusseren Wände legen sich an die Haut, die inneren an den Darmcanal und das Wassergefässsystem an, in beiden Fällen aber bleiben diese Wände durch eine Schicht der bereits erwähnten amoeboiden Zellen von den benachbarten Theilen geschieden. Der Hohlraum der Peritonealblasen wird zur bleibenden Leibeshöhle. Wo die Wandungen der beiden Blasen an der Dorsalseite zusammentreffen, da entsteht häufig ein Mesenterium daraus, welches den Darmcanal trägt und die Leibeshöhle der Länge nach theilt. An den übrigen Stellen scheint die Scheidewand zwischen den beiden Säcken resorbirt zu werden.

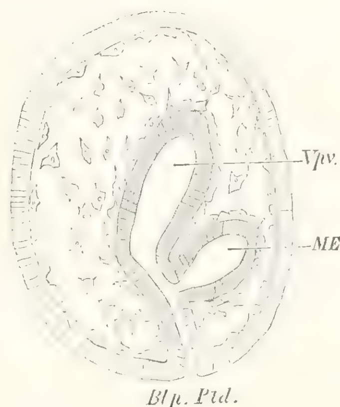


Fig. 249. Längsschnitt durch einen Embryo von *Cucumaria doliolum* vom Ende des vierten Tages.

Vpv. Vasoperitonealblase; *ME.* Mesenteron; *Blp.*, *Ptd.* Blastoporus, Proktodaeum.

Die amoeboiden Zellen, die von den eingestülpten Zellen abstammen, ordnen sich zu einer alle Organe umgebenden Schicht an (Fig. 249). Einige bleiben amoeboid, befestigen sich an der Haut und helfen die Cutis bilden, und in diesen Zellen entstehen dann die Kalkspicula der Larve und des Erwachsenen. Andere liefern die Musculatur des Darmcanals der Larve, während aus den übrigen die Musculatur und das Bindegewebe des Erwachsenen hervorgeht.

Die Entwicklung des Gefässsystems ist noch nicht bekannt, allein die Beobachtung von Kowalevsky, die von Selenka bestätigt wurde, dass sich von den Wandungen des Wassergefässsystems aus Körperchen entwickeln, welche mit denen in den Blutgefässen identisch sind, lässt vermuthen, dass es wahrscheinlich in Zusammenhang mit dem Wassergefässsystem entsteht. Die Beobachtungen von Hoffmann und Perrier über die Communication zwischen beiden Systemen weisen auf dieselbe Folgerung hin. Obschon auch über die Entwicklung des Nervensystems nicht viel Sicheres ermittelt ist, so vermuthet Metschnikoff wenigstens, dass es aus den verdickten Epiblaststreifen hervorgehe, welche durch Metamorphose der Wimperschnüre des Embryos gebildet werden und die fünf Radialröhren begleiten (siehe S. 524). Jedenfalls lässt sein Verhalten beim Erwachsenen keinen Zweifel daran aufkommen, dass es ein Abkömmling des Epiblasts ist.

Aus der obigen Beschreibung lassen sich folgende allgemeine Schlüsse ziehen:

1) Auf das Blastosphaerenstadium folgt ein Gastrulastadium.

2) Die Gastrulaöffnung bildet den bleibenden After, während der Mund durch eine neue Einstülpung entsteht.

3) Das Mesoblast stammt durchaus von den eingestülpten Zellen ab, aber auf zweierlei Weise:

a) aus zerstreuten amoeboiden Zellen, welche die Muskeln und das Bindegewebe (mit Einschluss der Cutis) der Leibeswand und des Darmcanals liefern; und

b) aus einem vom Archenteron sich abschnürenden Theil, aus dem die Epithelauskleidung sowohl der Leibeshöhle als des Wassergefässsystems entsteht.

4) Der Oesophagus geht aus einer Epiblasteinstülpung, der übrige Darmcanal aus dem Archenteron hervor.

5) Die embryonalen Organsysteme wandeln sich direct in die des Erwachsenen um.

Die Entwicklung von *Synapta* weicht, wie zu erwarten war, nur in sehr geringem Grade von derjenigen der Holothurie ab.

Asteroidea. Die ersten Entwicklungsstadien von *Asterias* entsprechen unserem Typus. Es entstehen aber aus dem Archenteron zwei bilateral-symmetrische Vasoperitonealdivertikel, welche die Epithelauskleidung der Leibeshöhle und des Wassergefässsystems liefern. Ueber ihr genaueres Verhalten bei den späteren Umwandlungen bestehen einige Meinungsverschiedenheiten. Agassiz (543) behauptet, beide Blasen trügen zur Bildung des Wassergefässsystems bei, während Metschnikoff (560) der Ansicht ist, dass das Wassergefässsystem ausschliesslich aus dem vorderen Abschnitt der grösseren linken Blase hervorgehe, der Rest derselben und die ganze rechte Blase aber die Leibeshöhle bildeten. Metschnikoff's Angaben scheinen mir mehr Vertrauen zu verdienen. Der vordere Abschnitt der linken Blase wächst, nachdem er sich vom hinteren abgelöst, zu einer fünflappigen Rosette aus (Fig. 260, *i*) und entsendet einen Steincanal *(h)* mit einem nach aussen sich öffnenden Rückenporus. Die Rosette scheint aber nicht um den Oesophagus herumzuwachsen wie in den bisher beschriebenen Fällen, sondern der letztere soll verschwinden und ein neuer gebildet werden, der die Rosette durchbohrt und den alten Mund mit dem Magen in Verbindung setzt. Mit Ausnahme der Fälle, wo dem Erwachsenen ein After fehlt, persistirt wahrscheinlich der After der Larve.

Ophiuroidea. Die früheste Entwicklung der Ophiuriden ist nicht so genau bekannt wie bei andern Typen. Die meisten Arten haben eine freischwimmende Larve, einige aber *(Amphiura)* sind vivipar.

Die ersten Stadien der freischwimmenden Larven sind zwar nicht beschrieben worden, ich habe aber selbst an *Ophiothrix fragilis* beobachtet, dass die Furchung gleichförmig verläuft und zur normalen Invagination führt. Ihre Oeffnung bleibt ohne Zweifel als After der Larve bestehen und wahrscheinlich werden zwei Auswüchse derselben zu den Vaso-

peritonealblasen. Jede zerfällt in zwei Theile, einen vorderen, welcher neben dem Oesophagus, und einen hinteren, welcher neben dem Magen liegt. Der vordere der rechten Seite abortirt, derjenige der linken Seite wird zur Wassergefässblase, öffnet sich frühe nach aussen und wächst schliesslich um den Oesophagus herum, der wie bei den Holothurien zum Schlunde des Erwachsenen wird. Die hinteren Blasen wandeln sich in die Auskleidung der Leibeshöhle um, sie sollen aber nach METSCHNIKOFF anfänglich solid sein und erst später einen Hohlraum bekommen — die bleibende Leibeshöhle. Der After verschwindet natürlich, da er im fertigen Zustande fehlt. Von den viviparen Formen sind die ersten Stadien nur unvollkommen bekannt, es scheint aber, dass der Blastoporus vor dem Auftreten des Mundes verschwindet. Die Entwicklung der Vasoperitonealkörper findet ebenso statt wie bei der freischwimmenden Larve.

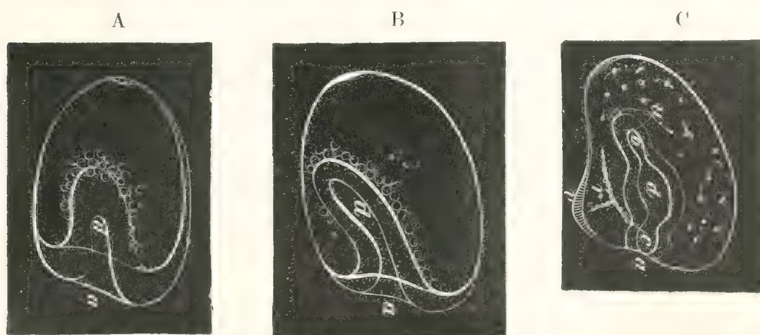


Fig. 250. Drei frühe Entwicklungsstufen von *Strongylocentrus* in der Ansicht von der Seite. (Aus AGASSIZ.)

a. After (Blastoporus); *d.* Magen; *o.* Oesophagus; *c.* Rectum; *w.* Vasoperitonealblase; *r.* Wimperschnur; *r.* Kalkstäbchen.

Echinoidea. Bei den Echinoiden (AGASSIZ, No. 542; SELENKA, No. 564) findet sich eine reguläre Furchung und die normale Invagination (Fig. 250 *A*). Die amoeboiden Mesoblastzellen entstehen aus zwei seitlich gelegenen Massen und liefern dieselben Theile wie sonst. Das Archenteron wächst vorwärts und biegt sich nach der Ventralseite (Fig. 250 *B*). Es zerfällt (Fig. 250 *C*) in drei Kammern, von denen die beiden hinteren (*d* und *c*) den Magen und den Darm darstellen, während die vordere zum Oesophagus wird und zugleich die Vasoperitonealblasen abgibt. Diese erscheinen in Gestalt zweier Auswüchse (Fig. 251), schnüren sich aber bald als einfache zweihörnige Blase ab, die sich später in zwei theilt. Die linkseitige zerfällt dann abermals wie bei den Asteroiden in einen Peritoneal- und einen Wassergefässsack, während die rechte zum



Fig. 251. Dorsoventrale Ansicht einer jugendlichen Larve von *Strongylocentrus*. (Aus AGASSIZ.)

a. After; *d.* Magen; *o.* Oesophagus; *w.* Vasoperitonealblase; *r.* Kalkstäbchen.

rechtseitigen Peritonealsack wird. Eine Mundeinstülpung von der abgeflachten Ventralseite her trifft mit dem Mesenteron nach seiner Ablösung von der Vasoperitonealblase zusammen. Der After der Larve persistirt, ebenso der Mund, aber nach der Art zu schliessen, auf welche sich die Wassergefässrosette ausbildet, scheint der Oesophagus der Larve resorbirt zu werden, worauf ein neuer Schlund entsteht

Crinoidea. *Antedon*, der einzige bisher untersuchte Crinoide (GÖTTE, No. 519), bietet einige nicht unbeträchtliche Abweichungen vom gewöhnlichen Echinodermentypus dar. Der Blastoporus liegt auf der etwas abgeflachten einen Seite der ovalen Blastosphaere und nicht wie gewöhnlich an ihrem Hinterende.

Der Blastoporus schliesst sich vollständig und geht nicht in den bleibenden After über. Das Archenteron liefert die Epithelauskleidung sowohl der Leibeshöhle als des Wassergefässsystems, diese Theile treten aber nicht in Gestalt eines einfachen oder paarigen Auswuchses vom Archenteron auf, sondern als drei getrennte Fortsätze desselben, die auch nicht gleichzeitig zur Ausbildung kommen. Zuerst entstehen deren zwei, die zur Leibeshöhle werden; ihre Hohlräume bleiben jedoch getrennt. Während sie ursprünglich als seitliche Auswüchse aufgetreten waren, nimmt die rechte später eine dorsale Lage ein und entsendet einen Fortsatz in den Stiel (Fig. 252, *rp'*), und die linke liegt zuerst ventral und dann in der Gegend des Mundes (Fig. 252, *lp*).

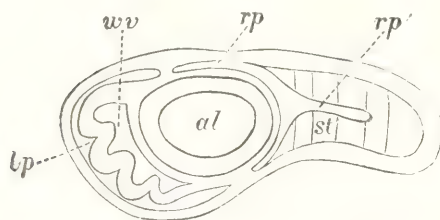


Fig 252. Langsschnitt durch eine Larve von *Antedon*. (Aus CARPENTER, nach GÖTTE.)

al. Mesenteron; *wv*. Wassergefassring; *lp*, *rp*. linke (orale) und rechte Peritonealblase; *rp'*. Fortsetzung der letzteren in den Stiel; *st*. Stiel.

Der dritte Auswuchs des Archenterons wird zur Wassergefässblase. Zuerst wächst er rings um die Gegend des künftigen Oesophagus herum und stellt auf diese Weise den Wassergefässring dar. Dann wächst die Wandung des Ringes gegen die Leibeswand hinaus, so dass die orale (linke) Peritonealblase in zwei Säcke geschieden wird, einen vordern und einen hinteren (Fig. 253, *lp'* und *lp*). Noch bevor diese Scheidung vollzogen ist, entsendet der Wassergefässring eine Reihe von Fortsätzen nach vorn — die späteren Arme (Fig. 252, *wv*), welche in den Hohlraum der oralen Blase (*lp*) einspringen. Sobald diese vollständig in zwei Theile zerlegt ist, vergrössert sich der vordere bedeutend (Fig. 253, *lp'*) und bildet einen grossen Vorhof am vorderen Körperende. Dieser Vorhof tritt sodann in Communication mit dem Mesenteron, wie in Fig. 253 bei *m* dargestellt ist. Die Vorderwand dieses Vorhofs bricht schliesslich durch und dadurch gelangt das Mesenteron durch die Oeffnung bei *m* auch mit der Aussenwelt in Verbindung, während zugleich die Tentakel des Wassergefässrings (*t*) frei nach aussen vorragen. So nach GÖTTE's Darstellung des praeoralen Leibesraumes, allein dieselbe bedingt, wie er selbst hervorhebt, die Annahme, dass die

Auskleidung des von der primitiven Darmblase abstammenden Divertikels zu einem Theil der äusseren Haut werde. Das wäre aber ein so merkwürdiges Verhalten, dass mir weitere Beweise dafür dringend erforderlich scheinen, um es gelten lassen zu können.

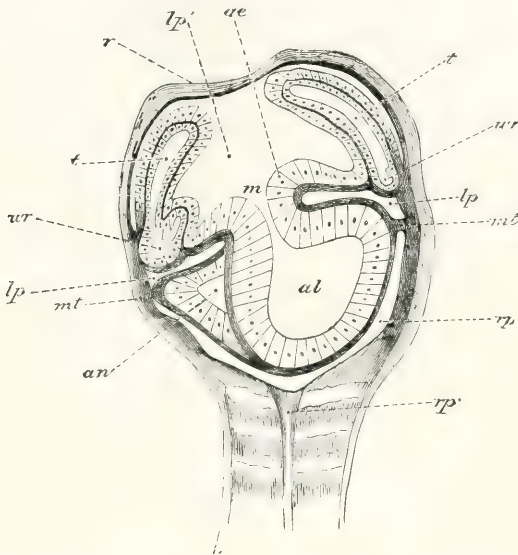


Fig. 253. Längsschnitt durch den Kelch einer vorgeschrittenen pentracrinoiden *Antedon*larve mit geschlossenem Vestibulum. (Aus CARPENTER, nach GÖTTE.)
ae. Epithel des Mundvorhofs; *m.* Mund; *al.* Mesenteron; *an.* Anlage des bleibenden Afters; *lp.* hinterer, *lp'.* vorderer Abschnitt des linken (oralen) Peritonealsackes; *wr.* Wassergefässring; *t.* Tentakel; *mt.* Mesenterium; *rp.* rechter Peritonealsack; *rp'.* Fortsetzung desselben in den Stiel; *r.* Dach des Tentakelvorhofs.

Die Bildung des Afters erfolgt erst spät. Seine Lage scheint mit derjenigen des Blastoporus zusammenzufallen und wird durch eine Papille des Mesenterons angedeutet, welche sich der Haut an der Ventralseite von innen anheftet (Fig. 253, *an*). Später kommt er in einen Interradialraum auf der Mundscheibe des Erwachsenen zu liegen. Der Wassergefässring steht nicht in directer Verbindung mit der Aussenwelt, sondern die Stelle des Steincanals anderer Typen wird in dieser Larve offenbar von einer einfachen Röhre eingenommen, welche von aussen in die Leibeshöhle hineinführt und deren äussere Oeffnung auf einer der oralen Platten (siehe S. 538) im nächsten Interradius rechts vom After liegt, während sich ein entsprechendes Divertikel des Wassergefässrings in die Leibeshöhle öffnet. Die Stelle, wo die rechte und linke Peritonealblase zusammentreffen, bildet in der Larve ein ringförmiges Mesenterium, welches den oralen Abschnitt der Leibeshöhle vom aboralen scheidet. Im fertigen Zustand [1]) ist der Oralabschnitt der Leibeshöhle der Larve zum ventralen

[1]) Siehe P. H. CARPENTER, „On the genus Actinometra.“ *Linnean Trans.*, 2nd ser., Zool. Vol. II, Part. I. 1879.

Abschnitt des circumvisceralen Theils der Leibeshöhle und den subtentaculären Canälen der Arme und der Mundscheibe geworden, während der aborale Abschnitt zum dorsalen Abschnitt des circumvisceralen Theils der Leibeshöhle, den blinden Canälen der Arme und dem Hohlraum des centrodorsalen Stücks wurde. Die ursprüngliche Scheidung der beiden Leibeshöhlenabschnitte der Larve geht grösstentheils verloren, während die axialen und intervisceralen Theile derselben beim Erwachsenen spätere Bildungen sind.

Die wichtigsten Punkte in den eben geschilderten Entwicklungsvorgängen sind folgende:

1) Die Blastosphaere verlängert sich gewöhnlich in Richtung der Invaginationsaxe, bei *Comatula* aber transversal zu derselben.

2) Der Blastoporus wird in der Regel zum bleibenden After, aber bei den Ophiuroiden und manchen Asteroiden (wo im fertigen Zustand kein After vorhanden ist) verschliesst er sich am Ende des Larvenlebens, während er bei *Comatula* schon sehr frühe verschwindet und später an derselben Stelle ein neuer After gebildet wird.

3) Der Larvenmund wird stets zum Munde des Erwachsenen.

4) Aus dem Archenteron gehen stets Auswüchse hervor, welche das Peritoneum und das Wassergefässsystem bilden. *Comatula* zeigt drei solche Auswüchse, zwei paarige, aus denen sich die Peritonealblasen, und eine unpaarige, aus der sich die Wassergefässblase entwickelt. Asteroiden und Ophiuroiden besitzen zwei Auswüchse. Bei den Ophiuroiden theilen sich beide je in eine Peritoneal- und eine Wassergefässblase, allein die rechte Wassergefässblase verkümmert. Bei den Asteroiden entsteht nur eine Wassergefässblase, die sich von der linken Peritonealblase abschnürt. Bei Echinoiden und Holothuroiden endlich findet man eine einfache Vasoperitonealblase.

5) Die Wassergefässblase wächst bei Holothuroiden, Ophiuroiden und *Comatula* um den Oesophagus der Larve herum, in welchen Fällen der letztere direct in den des Erwachsenen übergeht. Bei anderen Formen stellt jene einen Ring dar, welcher den Oesophagus nicht umwächst (Asteroiden und Echinoiden); in diesen Fällen wird ein neuer Oesophagus gebildet, der dann jenen Ring durchbohrt.

Entwicklung der Larvenanhänge und Metamorphose.

Holothuroidea. Die jugendliche Larve von *Synapta*, welcher J. Müller den Namen *Auricularia* beilegte (Fig. 255), ist in mehrfacher Hinsicht wohl die einfachste Form von Echinodermenlarven. Mit wenigen Ausnahmen bildet auch die Auricularia den für sämmtliche Holothurien gemeinsamen Larventypus.

Sie ist (Fig. 254 *A* und Fig. 255) bilateral-symmetrisch gebaut mit abgeflachter Ventral- und convexer Dorsalseite. Der After *(an)* liegt beinah am hinteren Pol und der Mund *(m)* ungefähr in der Mitte der Bauchfläche. Vor dem Mund befindet sich ein ansehnlicher Fortsatz, der praeorale Lappen. Der zwischen Mund und After ge-

legene, je nach dem Alter des Embryos mehr oder weniger concave Raum wird durch eine etwas vor dem After herüberziehende Wimperschnur unterbrochen. Eine ähnliche Wimperschnur läuft an der Ventralseite des praeoralen Lappens unmittelbar vor dem Munde vorüber. Die anale und die orale Schnur sind durch zwei laterale Wimperschnüre mit einander verbunden, so dass das ganze einen continuirlichen Kranz darstellt, welcher, da der Mund im Centrum desselben liegt (Fig. 255), als ein Kreis aufgefasst werden kann, welcher den Körper hinter dem Munde vollständig umzieht, oder richtiger noch als ein longitudinaler Kranz.

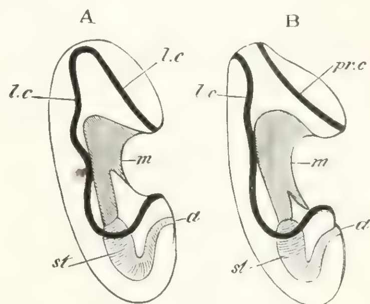


Fig. 254. *A.* Larve eines Holothuroiden. *B.* Larve eines Asteroiden.
m. Mund; *st.* Magen; *a.* After; *l.c.* ursprüngliche longitudinale Wimperschnur; *pr.c.* praeorale Wimperschnur.

Die bilaterale Auricularia hat sich aus einer etwas langgestreckten Gastrula mit gleichförmiger Wimperbedeckung entwickelt. Dieselbe flacht sich dann auf der oralen Seite ab. Zu gleicher Zeit kommen die Cilien auf dem oralen und dem analen Wulst und bald auch auf den übrigen Theilen des

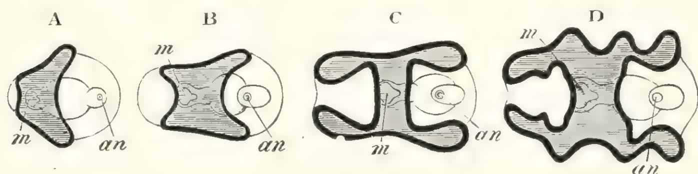


Fig. 255. Schematische Figuren, um die Entwicklung einer Auricularia aus der einfachsten Echinodermenlarvenform darzustellen. (Copie nach Müller.)
Die schwarze Linie bezeichnet die Wimperschnur. Der schraffirte Theil ist die orale, das Uebrige die aborale Seite der Schnur.
m. Mund; *an.* After.

Wimperkranzes zu besonderer Entfaltung, während sie sonst ganz verloren gehen, und so wird eine richtige Auricularia daraus. Der Wassergefässring hat bei der völlig ausgebildeten Larve bereits wesentliche Fortschritte in der Umwachsung des Oesophagus gemacht (Fig. 256, *w. v. r.*).

Die meisten Holothurienlarven durchlaufen bei ihrem Uebergang aus der bilateralen Auriculariaform in die radiäre Gestalt des Erwachsenen einen Zustand, in welchem die Wimpern in mehreren, gewöhnlich fünf transversalen, den Körper umgürtenden Ringen angeordnet sind. Die einzelnen Stufen dieser Metamorphose sind in Fig. 256, 257 und 258 dargestellt.

Die bisherige Wimperschnur zerfällt auf einer gewissen Stufe der Metamorphose in eine Anzahl getrennter Stücke (Fig. 256), welche sämmtlich auf der Ventralfläche liegen. Vier derselben (Fig. 257 *A* und *B*) ordnen sich in Gestalt eines eckigen Ringes um den Mund, der um diese Zeit erheblich vorragt. Die übrigen Theile der ursprünglichen Wimperschnur gehen aus ihrer longitudinalen in eine transversale Richtung über (Fig. 257 *B*) und schliessen sich endlich zu vollständigen Ringen (Fig. 257 *C*). Es sind deren fünf. Der mittlere bildet sich zuerst und zwar aus den dorsalen Theilen des ursprünglichen Kranzes. Dann entstehen die beiden hinteren Ringe und zuletzt die beiden vorderen, von denen der eine vor dem Munde zu liegen scheint (Fig. 257 *C*).

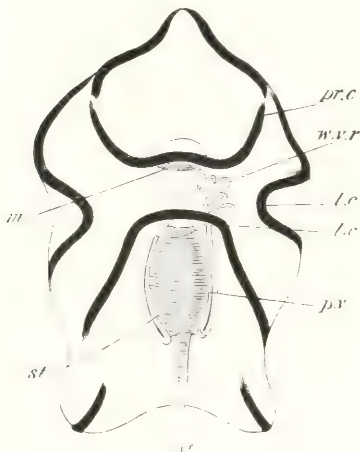


Fig 256. Ausgewachsene Larve von *Synapta*. (Nach METSCHNIKOFF.)

m. Mund; *st.* Magen; *a.* After; *p.v.* linke Abtheilung der Perivisceralhohle, welche noch mit dem Wassergefasssystem zusammenhängt; *w.v.r.* Wassergefässring, bevor er den Oesophagus vollständig umwachsen hat; *l.c.* longitudinaler, *pr.c.* praeoraler Theil der Wimperschnur.

Die weiteren Umbildungen des Mundes und des ihn umgebenden Wimperkranzes sind noch etwas in Dunkel gehüllt. Aus METSCHNIKOFF's Beobachtungen (No. 560) scheint hervorzugehen, dass eine Einstülpung des Oesophagus stattfindet, welche den Wimperkranz um den Mund nach sich zieht. Schliesslich wandelt sich dieser in die Bedeckung der fünf Tentakelauswüchse des Wassergefässringes um (Fig. 258) und bildet vielleicht auch das Nervensystem.

Die Oeffnung der Schlundeinstülpung liegt anfangs hinter dem vordersten Wimperring, kommt aber später vor denselben zu liegen und erhält eine nahezu terminale, jedoch immer noch etwas ventrale Lage (Fig. 258). Auf welche Weise dieser Vorgang sich vollzieht, wird nicht angegeben, der Mund soll aber nach METSCHNIKOFF (in diesem Punkte ist MÜLLER anderer Ansicht) dauernd offen bleiben. Die weiteren Veränderungen in der Metamorphose sind unwesentlich. Die Wimperkränze verschwinden und es entwickelt sich ein Kalkring von zehn Stücken, fünf ambulacralen und fünf interambulacralen, rings um den Oesophagus. Auch ein provisorisches Kalkskelet kommt zur Ausbildung.

Sämmtliche embryonalen Organsysteme gehen in diesem Fall direct in die des fertigen Thieres über.

Die Metamorphose der meisten Holothuroiden ist der eben beschriebenen ähnlich. Bei *Cucumaria* (SELENKA) findet sich jedoch kein

Auriculariastadium, indem auf den gleichförmig bewimperten Zustand gleich ein Stadium mit fünf transversalen Wimperschnüren und einer praeoralen und einer analen Wimperkappe folgt. Der Mund liegt zuerst ventral hinter der praeoralen Wimperkappe, aber diese wird allmählich resorbirt und der Mund erhält seine terminale Lage.

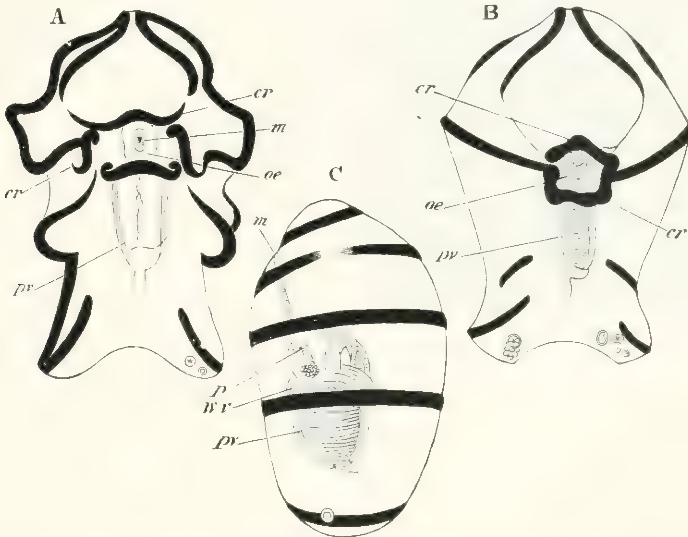


Fig. 257. Drei Entwicklungsstadien von *Synapta*. *A* und *B* von der Ventralfläche, *C* von der Seite gesehen. (Nach METSCHNIKOFF.)

m. Mund; *oe.* Oesophagus; *pv.* Wandungen der Perivisceralhöhle; *wv.* longitudinales Wassergefäss; *p.* Rückenporus des Wassergefässsystems; *cr.* der aus Theilen der früheren Wimperschnur rings um den Mund gebildete Wimperkranz.

Bei *Psolinus* (KOWALEVSKY) findet sich gar kein bewimpertes Embryonalstadium und der fertige Zustand wird sogar ohne Metamorphose erreicht. In der Umgebung des Mundes treten fünf Platten auf, welche sich vor jedem andern Theil des Skelets entwickeln und von P. H. CARPENTER (No. 548) für Homologa der fünf Oralplatten der Crinoiden gehalten werden. Der Larvenzustand mit Wimperkränzen wird oft als Puppenstadium bezeichnet und die eigentlichen Holothurien benützen während desselben ihre embryonalen Saugfüsschen zum Herumkriechen.

Asteroidea. Die gemeinste und am genauesten untersuchte Form der Asteroidenlarven ist die freischwimmende sogenannte *Bipinnaria.*

Diese macht bei ihrem Uebergang aus der kugligen in die bilaterale Gestalt zuerst beinah dieselben Veränderungen durch wie die Auricularialarve. Die Wimpern ziehen sich schon früh auf einen oralen und einen analen Kranz zusammen.

Der anale Kranz dehnt sich allmählich dorsalwärts aus und bildet schliesslich einen vollständigen longitudinalen postoralen Ring



Fig. 258. Ein späteres Entwicklungsstadium von *Synapta*. (Nach METSCHNIKOFF.) Die Abbildung zeigt die Vorhofshöhlung mit zurückgezogenen Tentakeln, die Wimperkränze, das Wassergefässsystem u. s. w.
p. Rückenporus des Wassergefässsystems; *pv*. Wandungen der Perivisceralhöhle; *ms*. amoeboide Zellen.

(Fig. 259 *A*); der orale breitet sich gleichfalls dorsalwärts aus und stellt einen geschlossenen praeoralen Ring dar (Fig. 259 *A*); die von ihm umschlossene Fläche ist auf unserer Figur unschattirt gelassen.

Der Besitz von zwei Ringen statt des einen unterscheidet die Bipinnaria von der Auricularia. In Fig. 254 sind die beiden Larven neben einander dargestellt und es zeigt sich sofort (wie GEGENBAUR nachgewiesen hat), dass die beiden Kränze der Bipinnaria dem einzigen der Auricularia entsprechen, der nur in zwei zerfallen ist. Ontologisch jedoch scheinen die beiden Kränze der ersteren nicht durch Theilung eines einzigen zu entstehen.

Wenn die Bipinnaria älter wird, so wachsen mehrere Arme auf den beiden Wimperkränzen hervor (Fig. 259 *C*) und in vielen Fällen entstehen noch drei besondere Arme, die nichts mit den Wimperkränzen zu thun haben und mit Warzen bedeckt sind. Dieselben heissen Brachiolarienarme und die damit versehene Larve ist eine *Brachiolaria* (Fig. 259 *D*).

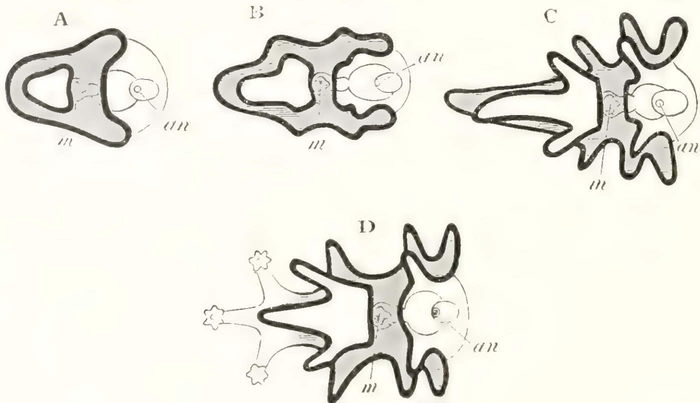


Fig. 259. Schematische Darstellung verschiedener Formen von Asteroidenlarven. *A*, *B*, *C*, Bipinnaria, *D*, Brachiolaria. (Copie aus MÜLLER.)
Die schwarzen Linien bezeichnen die Wimperschnüre und die schattirten Flächen den Raum zwischen praeoralem und postoralem Kranz.
m. Mund; *an*. After.

In der Regel lassen sich folgende Arme unterscheiden: am hinteren Ring (nach AGASSIZ' Nomenclatur) ein medianes, ein dorsales und ein ventrales Analpaar, ein dorsales Oralpaar und ein unpaariger vorderer dorsaler Arm, am praeoralen Ring ein ventrales Oralpaar und manchmal (MÜLLER) noch ein unpaariger vorderer ventraler Arm.

Die drei Brachiolarienarme entstehen als Fortsätze von der Basis des unpaarigen dorsalen Arms und der beiden ventralen Oralarme. Der Grad der Entwicklung dieser Arme ist aber fast bei jeder Species ein anderer.

Die Vorgänge, vermöge deren die Bipinnaria oder Brachiolaria sich in den erwachsenen Seestern umwandelt, sind viel verwickelter als bei den Holothurien. Eine genauere Kenntniss davon verdanken wir vorzugsweise ALEX. AGASSIZ (No. 543). Die Ausbildung des Seesterns erfolgt ausschliesslich am Hinterende der Larve dicht neben dem Magen.

Zur Rechten und dorsalwärts vom Magen und nach aussen von dem rechten Peritonealraum treten fünf radiär gestellte Kalkstäbchen auf, die sich in Gestalt eines etwas unregelmässigen Fünfecks anordnen. Die Fläche, auf der sie sich ablagern, hat eine spiralige Form und stellt nebst ihren Kalkstäbchen die abactinale oder dorsale Fläche des künftigen Seesterns dar. Dicht neben ihrem dorsalen Rande (d. h. für den Embryo dorsal) liegt der Rückenporus des Wassergefässsystems (des Steincanals) und an ihrem ventralen Rande der After. Auf der linken und ventralen Seite des Magens befindet sich die Wassergefässrosette, deren Entwicklung auf S. 518 beschrieben worden ist. Sie liegt auf der actinalen oder ventralen Seite des späteren Seesterns und steht in Beziehung zur linken Peritonealblase.

METSCHNIKOFF (No. 560) und AGASSIZ (No. 543) weichen in Betreff des Baues der Wassergefässrosette etwas von einander ab. Der erstere beschreibt sie und bildet sie ab als vollständig geschlossene Rosette, der letztere aber gibt an, sie „bilde keine ganz geschlossene Curve, sondern sei stets offen und stelle gleichsam einen verbogenen Halbmond dar“.

Die Wassergefässrosette ist mit fünf Lappen versehen, denen entsprechend sich Falten in der Larvenhaut finden, und zu jedem Lappen gehört auch je eine der auf der abactinalen Scheibe entwickelten Kalkplatten. Die Ebene der actinalen Seite schneidet diejenige der abactinalen zuerst unter spitzem oder beinah rechtem Winkel, beide sind aber durch die ganze Dicke des Magens von einander geschieden. Das allgemeine Aussehen der Larve von der Ventralseite nach Entwicklung der Wassergefässrosette *(i)* und der abactinalen Scheibe *(A)* ist in Fig. 260 dargestellt.

Mit der weiteren Ausbildung wird die abactinale Fläche zu einer festen und scharf begrenzten Scheibe, indem die ursprünglichen Kalkspicula zu mehr oder weniger bestimmten Platten auswachsen und nahe dem Centrum der Scheibe, interradial gelagert, fünf neue

Platten auftreten. Später erscheint auch eine centrale Kalkplatte auf der abactinalen Fläche, welche somit von einer centralen Platte, einem sie umschliessenden Ring von fünf interradialen Platten und endlich noch einem Ring von fünf radialen Platten gebildet wird. Die abactinale Scheibe wächst nun auch in fünf kurze Fortsätze aus, welche durch eben so viele seichte Einbuchtungen getrennt werden. Dieselben sind die Anlagen der fünf Arme, die je einem Lappen der Wassergefässrosette entsprechen. Rings um die Oeffnung des Wassergefässcanals entsteht eine Kalkablagerung, welche zur Madreporenplatte wird [1]). In diesem Stadium ungefähr findet die Resorption der Larvenanhänge statt. Der ganze vordere Abschnitt der Larve mit dem grossen praeoralen Lappen war bisher unverändert geblieben, nun aber zieht er sich zusammen und verkümmert, um schliesslich ganz in der Scheibe des künftigen Seesterns aufzugehen. Der Larvenmund wird in die Mitte der actinalen Scheibe verlegt. Bei den von AGASSIZ und METSCHNIKOFF beobachteten Larven wurde nichts abgeworfen, sondern Alles resorbirt.



Fig. 260. Bipinnarialarve eines Asteroiden. (Aus GEGENBAUR, nach MÜLLER.)
b. Mund; *a.* After; *h.* Steincanal; *i.* Ambulacralrosette; *c.* Magen; *d, g, e* etc. Arme der Bipinnaria; *A.* abactinale Scheibe des jungen Seesterns.

Nach MÜLLER und KOREN & DANIELSSEN gilt dies jedoch nicht für die von ihnen beobachtete Larve, von der sich vielmehr ein Theil ablöst und eine Zeit lang selbständig weiterlebt.

Nach Resorption der Larvenanhänge nähern sich die actinale und die abactinale Fläche des jungen Seesterns einander in Folge der Abplattung des Magens, zugleich verlieren sie ihre Spiralform und werden zu flachen Scheiben, die sich gegenseitig decken. Aus jedem Lappen der Wassergefässrosette wird einer der radiären Wassergefässcanäle. Zunächst erscheinen sie fünflappig, indem fünf rudimentäre Saugfüsschen daran sitzen; dann sprossen jederseits des mittleren Lappens zwei neue hervor u. s. w. Der terminale mediane Lappen wird zu dem Tentakel am Ende des Arms, an dessen Basis sich das Auge anlegt. Das Wachsthum der Wassergefässcanäle hält natürlich gleichen Schritt mit dem der Arme und die Saugfüsschen werden an ihrer Basis durch eine Kalkablagerung gestützt. Das ganze Kalkskelet der Larve geht direct in das fertige Thier über und bald ent-

[1] Die Lage der Madreporenplatte in Beziehung zu den abactinalen Platten scheint nicht genau ermittelt zu sein. Man möchte erwarten, dass sie in einer der primären interradialen Platten liegen sollte, allein dies scheint nicht zuzutreffen. Auch die Lage des Afters ist nicht festgestellt.

stehen auch schon Stacheln auf den Platten der abactinalen Seite. Die ursprünglichen Radialplatten werden sammt den darauf sitzenden Stacheln allmählich nach aussen gedrängt, je länger die Arme durch fortwährende Einschiebung neuer Stachelreihen zwischen die terminale Platte und die Mitte der Scheibe werden. So kommt es denn, dass die ursprünglichen Radialplatten am Ende der Arme persistiren, in Zusammenhang mit den unpaarigen Tentakeln, welche die Spitze der radialen Wassergefässcanäle einnehmen.

Es wurde bereits erwähnt, dass sich nach METSCHNIKOFF (No. 560) ein neuer Oesophagus bildet, welcher den Wassergefässring durchbohrt und den ursprünglichen Magen mit dem ursprünglichen Mund verbindet. AGASSIZ (No. 543) jedoch behauptet, der Wassergefässring wachse um den primitiven Oesophagus herum. Er sagt: — „Während des Schrumpfens der Larve zieht sich der lange Oesophagus zusammen, bis die Mundöffnung der Larve auf das Niveau der Oesophagusöffnung gelangt ist, welche dann zum eigentlichen Mund des Seesterns wird.“ Der ursprüngliche After soll nach METSCHNIKOFF verschwinden, nach AGASSIZ fortbestehen. Diese Widersprüche möchten vielleicht davon herrühren, dass die beiden Forscher verschiedene Species untersucht haben.

Es ist kein Zweifel, dass sämmtliche Larvenorgane mit eventueller Ausnahme des Oesophagus und des Afters (wo dieser beim Erwachsenen fehlt) direct in die entsprechenden Organe des Seesterns übergehen und dass der praeorale Theil des Körpers und die Arme der Larve resorbirt und nicht abgeworfen werden.

Ausser dem Bipinnariatypus der Asteroidenlarven sind von MÜLLER (No. 561), SARS, KOREN & DANIELSSEN (No. 554) und anderen Forschern noch zahlreiche andere Formen beschrieben worden, über die wir aber sehr wenig wissen. Die am besten bekannte Form wurde zuerst von SARS bei *Echinaster Sarsii* entdeckt und mehr oder weniger ähnliche Larven beobachteten AGASSIZ, BUSCH, MÜLLER, WYVILLE THOMSON u. A. von einer andern *Echinaster*art und von *Asteracanthion.* Dieselben haben beim Verlassen des Eies eine ovale Gestalt und sind gleichförmig mit Wimpern bedeckt. Vier Fortsätze (bei AGASSIZ' Typus nur einer) wachsen aus dem Körper hervor, womit sich die Larve befestigt. Bei *Echinaster* setzen sich die Larven in der ventralen Concavität der Scheibe der Mutter zwischen den fünf Armen fest, wo sich eine vorübergehende Brüttasche bildet. Der grösste Theil des Körpers wandelt sich unmittelbar in die Scheibe des jungen Seesterns um, während die vier Fortsätze von seiner Ventralfläche entspringen und am Wassergefässring befestigt sind. Später verkümmern sie vollständig. Ueber den inneren Bau ist nur wenig bekannt, jedenfalls besitzt aber der Magen keine Verbindung mit der Aussenwelt, als bis der bleibende Mund zu einer Zeit entsteht, wo die Entwicklung des jungen Seesterns schon ziemlich weit vorgeschritten ist.

Einen zweiten abnormen Typus der Entwicklung bietet der Embryo von *Pteraster miliaris* dar (von KOREN & DANIELSSEN be-

schrieben[1]. Die Larven entwickeln sich zu acht bis zwanzig in einer besonderen Brüttasche auf der Dorsalseite des Körpers. Die ersten Stadien sind unbekannt, in den späteren aber bekommt der Körper ein fünfeckiges Aussehen mit dem Mund am Rande der Scheibe. Später bildet sich der After auf der Dorsalseite eines Armes dem Munde gegenüber. Der Magen wird von einem Wassergefässring umgeben, von dem ein Steincanal nach der Rückenfläche emporsteigt, ohne sich jedoch nach aussen zu öffnen. In einem folgenden Stadium verschwinden der embryonale Mund und After, um von den bleibenden Theilen in normaler Lage ersetzt zu werden.

Eine dritte und in mancher Hinsicht sehr sonderbare Form ist eine wurmförmige Larve von J. Müller ohne Wimperkränze. Die Dorsalfläche der jüngsten Larve wird durch quere Einschnürungen in fünf Segmente zerlegt. An der Unterseite des ersten derselben befindet sich eine fünflappige Scheibe, deren Lappen jeder mit einem Paar Saugfüsschen versehen sind.

Später sind an der Rückenseite nur noch drei Segmente zu erkennen, während die Unterseite ein fünfeckiges Aussehen hat. Die weiteren Stadien sind nicht bekannt.

Ophiuroidea. Die völlig ausgebildete Larve der Ophiuriden ist unter dem Namen *Pluteus* bekannt. Sie beginnt mit der gewöhnlichen mehr oder weniger kugeligen Gestalt, aus der sie in eine der Auricularia sehr ähnliche Form mit gewölbter Dorsal- und abgeflachter Ventralseite übergeht. Bald jedoch kennzeichnet sie sich durch das Hervorwachsen eines postanalen und den Mangel eines praeoralen Lappens (Fig. 261 *B*). Der postanale Lappen bildet die abgestumpfte

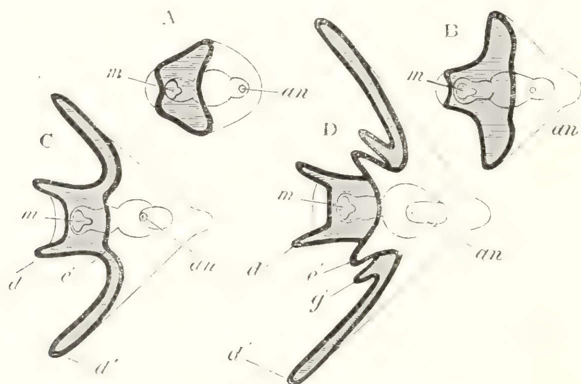


Fig. 261. Schematische Figuren, um die Entwicklung eines Ophiuriden-Pluteus aus einer einfachen Echinodermenlarve zu zeigen. (Copie aus Müller.) Das Kalkskelet ist nicht dargestellt.

m. Mund; *an.* After; *d.* vordere, *d'.* laterale, *e'.* hintere, *g'.* anterolaterale Arme.

[1] Die folgenden Angaben sind dem Auszug in Bronn's *Thierreich* entnommen.

Spitze des Körpers. Vor dem Munde und dann zwischen ihm und dem After entstehen der orale und der anale Wimperkranz, die sich bald in eine einfache longitudinale Wimperschnur fortsetzen. Zu gleicher Zeit verlängert sich der Körper in mehrere Fortsätze längs der Wimperschnur, die jeden bis zur Spitze hinaus begleitet. Der ursprüngliche Wimperkranz zerfällt niemals in zwei oder mehrere Ringe. Gewöhnlich entsteht auf der Spitze des postanalen Lappens eine Wimperkrone. Die Arme sind in Gestalt eines den Mund umgebenden Kranzes angeordnet und nach vorn gerichtet.

Vor allem treten die beiden lateralen Arme auf, welche auch in der Regel am grössten bleiben (Fig. 261 *B* und *C*, *d'*). Dann entsteht ein Paar zu den Seiten des Mundes, die wir die Mund- oder vorderen Arme nennen können (*C*, *d*), dann ein Paar ventralwärts von und hinter den lateralen Armen, die hinteren Arme (*D*, *e'*), und schliesslich ein Paar zwischen den lateralen und den vorderen Armen, die anterolateralen Arme (*D*, *g'*).

Das concave Feld zwischen den Armen bildet den grössten Theil der ventralen Körperseite. Schon vor dem Auftreten der Arme und vor der Bildung des Mundes werden zwei Kalkstäbchen angelegt, welche hinten in der Spitze des postanalen Lappens zusammenstossen und sich als innere Stütze in jeden der Arme fortsetzen, sobald diese gebildet werden. In voller Entfaltung sind sie in Fig. 262 dargestellt. Die wesentlichen Punkte, in denen sich eine Pluteuslarve von der Auricularia oder Bipinnaria unterscheidet, sind also folgende:

1) Der Besitz des postanalen Lappens am Hinterende des Körpers. 2) Die geringe Entwicklung des praeoralen Lappens. 3) Das provisorische Kalkskelet in den Larvenarmen.

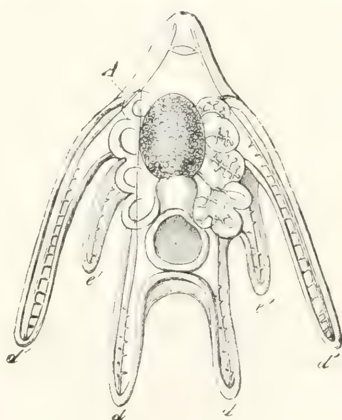


Fig. 262. Pluteuslarve eines Ophiuriden. (Aus GEGENBAUR, nach MÜLLER.)
A. Anlage des jungen Ophiuriden; *d'*. laterale, *d*. vordere, *e'*. hintere Arme.

Mannichfaltige Abweichungen kommen in der Ausbildung der Arme und des provisorischen Skelets vor. Die lateralen Arme jedoch sind für den Ophiuriden-Pluteus charakteristisch. Die übrigen Arme können ganz fehlen, die lateralen Arme dagegen niemals.

Die Ausbildung des bleibenden Ophiuriden erfolgt ziemlich auf dieselbe Weise wie bei den Asteroiden.

Rechts und dorsal vom Magen (Fig. 262) entsteht nämlich die abactinale Scheibe, von Kalkplatten gestützt, deren es anfangs nur fünf in

radialer Lage sind[1]). Die Scheibe ist zuerst unsymmetrisch gebaut, wird aber zur Zeit der Rückbildung der Arme symmetrisch. Sie wächst in fünf Fortsätze aus — die fünf künftigen Arme. Die fünf ursprünglichen Radialplatten bleiben als die Endsegmente der fertigen Arme bestehen, während sich stets neue Platten zwischen die letzte und die vorletzte Platte einschieben (MÜLLER); jedoch ist es wahrscheinlich, dass in den späteren Stadien neue Platten in der Scheibe hinzutreten.

Die Ventralfläche des Ophiuriden wird von der concaven Fläche zwischen Mund und After des Pluteus gebildet. Zwischen diesem und dem Magen liegt der Wassergefässring. Er ist zuerst noch nicht geschlossen, sondern hufeisenförmig mit fünf blinden Anhängen (Fig. 262). Später umwächst er den Oesophagus, welcher nebst dem Larvenmund im Erwachsenen beibehalten wird. Die fünf blinden Anhänge erhalten wie bei *Asterias* selbst lappenartige Fortsätze, wachsen in die fünf Arme der Scheibe hinaus und werden zu den Radiärcanälen und Tentakeln. Alle diese Theile des Wassergefässsystems werden natürlich von der Haut bedeckt und wahrscheinlich auch von Mesoblastzellen umgeben, in denen sich später die ventral vom Radiärgefäss liegenden Kalkplatten entwickeln. Der After der Larve verschwindet. So lange die Larvenanhänge noch nicht resorbirt sind, passen die ventrale und die dorsale Scheibe des künftigen Ophiuriden ebenso schlecht auf einander wie bei der Brachiolaria. Schliesslich aber zerbrechen die Kalkstäbe der Larvenarme, diese und der Anallappen werden resorbirt und die dorsale und ventrale Scheibe nebst dem dazwischen liegenden Magen und den übrigen Organen bleiben allein übrig. Nun decken sich die beiden Scheiben vollständig und so entsteht der fertige junge Ophiuride.

Sämmtliche inneren Organe der Larve (vom After abgesehen) mit Einschluss des Mundes, des Oesophagus, der Leibeshöhle etc. gehen direct in das erwachsene Thier über.

Das Larvenskelet wird wie gesagt resorbirt.

Die vivipar entstandene Larve von *Amphiura squamata* weicht nicht erheblich von den Larven mit noch sehr unvollkommenen Armen ab. Sie bekommt keinen Wimperkranz und das provisorische Skelet ist sehr unvollständig. Der Mangel dieser Theile sowie des Afters, dessen auf S. 519 gedacht wurde, mag wohl mit der Viviparität dieser Form zusammenhängen. In Betreff des Uebergangs der Larve in das fertige Thier ist dem bereits Gesagten nichts Wesentliches beizufügen. Wenn die Entwicklung des letzteren schon ziemlich weit vorgeschritten ist, so stellt der Theil des Körpers, welcher das provisorische Skelet enthält, einen langgestreckten stabförmigen Fortsatz an der sich vergrössernden Scheibe dar. Schliesslich wird derselbe resorbirt.

Echinoidea. Die *Echinus*larve (Fig. 263) hat eine Pluteusform wie bei den Ophiuriden und entwickelt sich in den meisten Punkten, wie in der Anwesenheit des Anallappens, der Wimperschnur, des

[1] Ob auch interradiale Platten vorkommen wie bei *Asterias*, ist nicht klar. Sie scheinen bei *Ophiopholis bellis* AGASSIZ, nicht aber bei den übrigen Formen gefunden worden zu sein (siehe CARPENTER, No. 548, S. 369).

provisorischen Skelets etc. auf ähnliche Weise. Der Hauptunterschied zwischen den beiden Pluteusformen betrifft die Entwicklung der lateralen Arme. Diese, bei den Ophiuriden am stärksten entfaltet, fehlen beim Echiniden-Pluteus vollständig, welcher dem entsprechend in der Regel auch viel schmaler ist als der Ophiuriden-Pluteus.

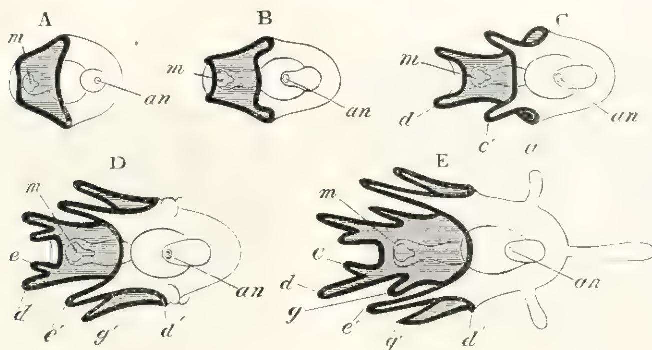


Fig. 263. Schematische Figuren zur Entwicklung des Echiniden-Pluteus. (Copie nach MÜLLER.) Das Kalkskelet ist nicht dargestellt. *E.* Pluteus von *Spatangus*.

m. Mund; *an.* After; *d.* vordere Arme; *d′.* die Stelle, wo beim Ophiuriden-Pluteus die lateralen Arme entspringen; *e.* vordere-innere, *e′.* hintere, *g′.* vordere-seitliche, *g.* vordere-äussere Arme.

Ein Paar bewimperter Epauletten jederseits und hinter dem Wimperkranz ist für einige Echinidenlarven sehr bezeichnend. Sie



A



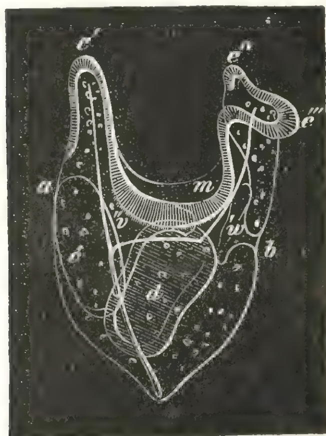
B

Fig. 264. Zwei Larven von *Strongylocentrus*. (Aus AGASSIZ.)

m. Mund; *a.* After; *o.* Oesophagus; *d.* Magen; *c.* Darmcanal; *v′* und *v.* Wimperschnüre; *w.* Wassergefäss; *r.* Kalkstäbchen.

entwickeln sich ursprünglich vom Wimperkranz aus (Fig. 266 *A* und *B*, *v″*). Der Besitz dreier von Kalkstäben gestützter Fortsätze des Anallappens charakterisirt den Pluteus der Spatangiden (Fig. 263 *E*).

In erster Linie entwickeln sich, wenn wir dieselbe Bezeichnung wie bei den Ophiuriden verwenden, das am oralen Fortsatz befestigte vordere (Fig. 263 *C*, *d*) und das hintere Paar (*e'*). Dann folgt ein Paar vorderer-seitlicher Arme (*g'*). Ein viertes Paar (bei den Ophiuriden nicht vertreten) erscheint an der Innenseite des vordern Paares, die vorderen-inneren Arme (*e*), und beim Pluteus der Spatangiden kann noch ein fünftes Paar an der Aussenseite des vordern Paares, das vordere-äussere Paar (*g*) hinzukommen.



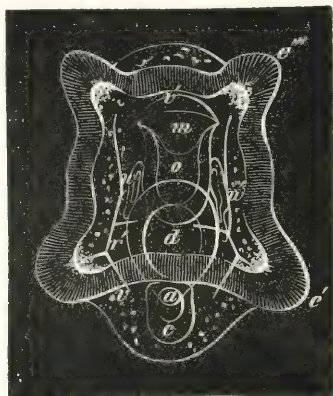


Fig. 265. Seitliche und ventrale Ansicht einer Larve von *Strongylocentrus*. Aus Agassiz.) Die allgemeine Bezeichnung wie in Fig. 264.
b. dorsale Oeffnung des Steincanals; *e'*. hintere, *e'''*. vordere, e^{IV}. vordere-innere Arme.

Die beiden zuerst entstandenen paarigen Kalkstäbe setzen sich je aus drei Fortsätzen zusammen, von denen sich zwei in die vordern und die hinteren Arme erstrecken, während der dritte und stärkste in den Anallappen eindringt und hier mit seinem Genossen der andern Seite zusammentrifft (Fig. 265). Ein vor den Armen quer herüberlaufender Strang verbindet die Stäbe beider Seiten, mit denen er sich an der Stelle vereinigt, wo die drei Fortsätze auseinandergehen. Der Fortsatz im vordern-seitlichen Arm (Fig. 266 *B*) ist anfangs von diesem Stabsystem unabhängig, schliesst sich jedoch nachher auch demselben an. Obgleich unsere Kenntniss der Pluteustypen in den einzelnen Gruppen nicht genügt, um sehr sichere Verallgemeinerungen zu machen, so sind doch wenigstens einige Punkte festgestellt [1]). Der Pluteus von *Strongylocentrus* (Fig. 266 und 267) und *Echinus* hat acht Arme und vier Wimperepauletten. Die einzige *Cidaris*ähnliche Form, von der ein Pluteus bekannt ist, ist *Arbacia:* derselbe zeigt einige Besonderheiten. Der Anallappen entwickelt ein Paar hinterer (auricularer) Anhänge und der Wimperkranz hat ausser seinen normalen acht Anhängen ein Paar kurze

[1]) Siehe insbesondere Müller, Agassiz und Metschnikoff.

stumpfe vordere und hintere Lappen. Auch ein Paar überzähliger, nicht bewimperter Mundarme scheint aufzutreten. Wimperepauletten fehlen. Soviel bekannt, charakterisirt sich die Clypeastridenlarve hauptsächlich durch die runde Form des Anallappens. Die Kalkstäbe sind gitterförmig verbunden. Beim Pluteus der Spatangiden (Fig. 263) finden sich um den Mund fünf nach vorn gerichtete Armpaare und drei vom Anallappen entspringende, rückwärts sehende Arme. Einer der letzteren ist unpaarig und erhebt sich von der Spitze des Lappens. Alle Arme haben Kalkstäbe, welche im hinteren und im vorderen-seitlichen Paar und im unpaaren Arm des Anallappens gitterförmig entwickelt sind. Wimperepauletten fehlen.

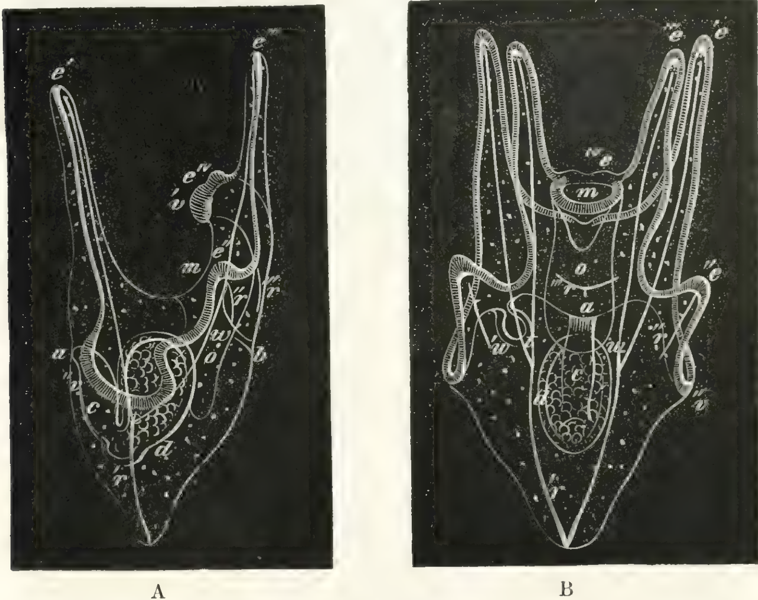


Fig. 266. Seiten- und Dorsalansicht einer Larve von *Strongylocentrus*. (Aus Agassiz.) Bezeichnung wie in Fig. 264 und 265, ausserdem:

e''. vordere-seitliche Arme; *v''*. Wimperepauletten; *w'*. Einstülpung, um die Scheibe des Seeigels zu bilden.

Larven von viviparen Echiniden wurden von Agassiz beschrieben [1]).

Die Ausbildung des fertigen *Echinus* ist hauptsächlich von Agassiz und Metschnikoff untersucht worden.

Im Pluteus von *Echinus lividus* zeigt sich die erste Spur des Erwachsenen, wenn schon drei Armpaare entwickelt sind, in Gestalt einer Hauteinstülpung auf der linken Seite zwischen dem hinteren und dem vordern-seitlichen Arm, deren Grund dicht neben die Wassergefässblase zu liegen kommt (Fig. 266 *B*, *w'*). Die Basis der Einstülpung verdickt

[1]) In Betreff viviparer Echinen siehe Agassiz, *Proc. Amer. Acad.* 1876.

sich bedeutend und wird zur ventralen Scheibe des künftigen *Echinus*. Die diese Scheibe mit der äussern Haut verbindenden Theile werden jedoch immer dünner und stellen nach Verengerung der äusseren Einstülpungsöffnung und weiterem Wachsthum der verdickten Scheibe eine Decke für diese dar, welche METSCHNIKOFF als Amnion bezeichnet. Die

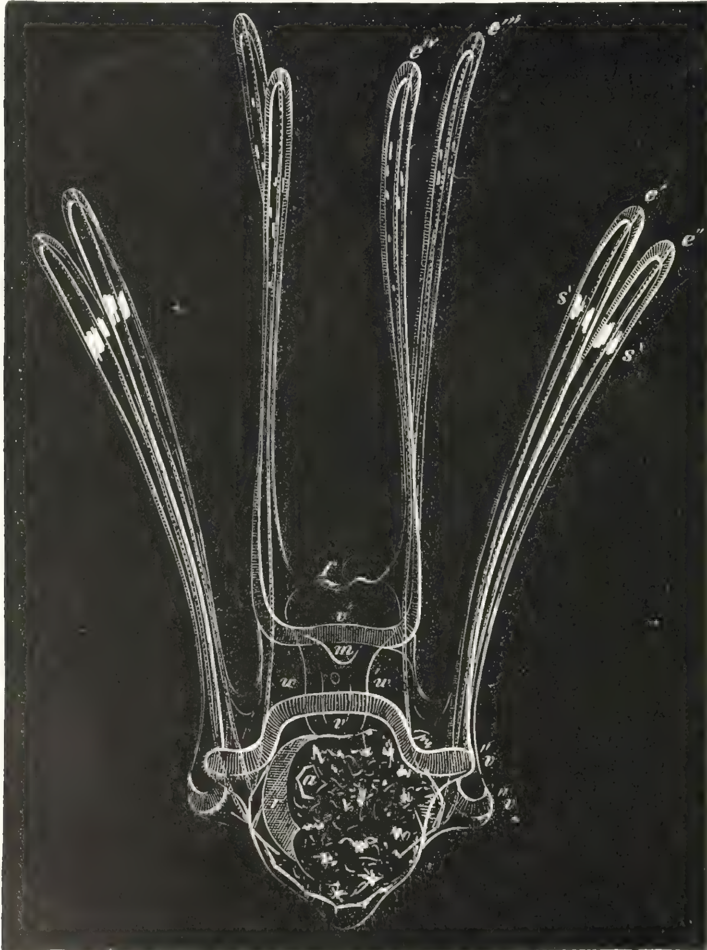


Fig. 267. Ausgewachsene Larve von *Strongylocentrus*. (Aus AGASSIZ.)

Die Figur zeigt die bedeutend entwickelte abactinale Scheibe des jungen Seeigels, welche den Larvenmagen umschliesst. Bezeichnung wie in den vorhergehenden Figuren.

an diese Scheibe anstossende Wassergefässblase wächst in fünf Fortsätze aus, woraus ebenso viele Saugfüsschen hervorgehen, so dass nun von der Oberfläche der eingestülpten Scheibe die gleiche Zahl von Fortsätzen

vorragt. Die äussere Oeffnung der Einstülpung verschliesst sich nie ganz und beginnt nach der Ausbildung der Saugfüsschen wieder weiter zu werden, während das Amnion verkümmert. Durch die Einstülpungsöffnung werden nun die Saugfüsschen hervorgestreckt. Die dorsale und rechte Seite des Pluteus, die sich so weit ausbreitet, dass sie auch die Mündung des Steincanals und den After umfasst, stellt die abactinale oder dorsale Seite des künftigen *Echinus* dar (Fig. 267, *a*). Die hier entstandene Scheibe legt sich gegen die actinale eingestülpte Fläche, welche sich auf der linken Seite des Pluteus gebildet hatte. Auf seiner rechten Seite (der dorsalen des *Echinus*) erscheinen zwei Pedicellarien und später treten Stacheln auf, die sich anfangs in Form eines Ringes am Rande der ursprünglich flachen Schale anordnen. Während sich diese Veränderungen vollzogen und die beiden Seiten des künftigen *Echinus* sich allmählich so umgestalteten, dass sie bereits deutlich einen jungen Seeigel darstellen, haben die Arme des Pluteus sammt ihrem Skelet eine langsame Rückbildung erfahren. Sie bekommen unregelmässige Formen, ihr Skelet bricht in kleine Stücke aus einander und schliesslich werden sie ganz resorbirt.

Der Wassergefässring ist von Anfang an geschlossen, so dass er wie bei *Asterias* in der Mitte von einem neuen Oesophagus durchbohrt wird. Nach Agassiz wachsen die ersten Tentakel oder Saugfüsschen in Richtung der Radiärcanäle und bilden genau wie bei *Asterias* die unpaaren Endtentakel[1]). *Spatangus* weicht in seiner Entwicklung nur dadurch von *Echinus* ab, dass sich die Oeffnung der Einstülpung, aus welcher die ventrale Scheibe entsteht, vollständig schliesst und dass die Saugfüsschen sich zuletzt ihren Weg durch die Larvenepidermis des Amnions hindurch bahnen müssen, welche dabei zerrissen und schliesslich ganz abgeworfen wird.

Crinoidea. Die Larve von *Antedon* bekommt noch innerhalb der Eischale eine ovale Form und gleichmässige Bewimperung. Schon vor dem Ausschlüpfen wird letztere durch vier quere Wimperkränze und ein Wimperbüschel am Hinterende ersetzt. In diesem Zustand verlässt sie die Eischale (Fig. 268 *A*) und wird durch Abflachung ihrer Bauchseite bilateral. Auf dieser Fläche erscheint dann eine bewimperte Vertiefung, welche der Lage nach dem bereits geschlossenen Blastoporus entspricht (siehe S. 520). Der dritte Wimperkranz biegt sich nach vorn, um vor derselben vorbeizulaufen (Fig. 269). Hinter dem letzten Wimperkranz findet sich gleichfalls an der ventralen Seite eine kleine Vertiefung von unbekannter Function. Das Hinterende des Embryos verlängert sich und bildet die Anlage des künftigen Stiels und in der vordern Hälfte der Ventralfläche macht sich eine neue Vertiefung bemerkbar, welche die Lage des bleibenden Mundes andeutet.

[1]) Götte (No. 549), gestützt auf Müller's und Krohn's ältere, aber in manchen Punkten durchaus falsche Beobachtungen, hat die Ansicht aufgestellt, dass die Radiärcanäle der Echinoiden und Holothuroiden ganz anderer Natur seien als bei den Asteroiden und Ophiuroiden.

Während die Wimperkränze noch in voller Entfaltung bestehen, kommt das Kalkskelet des späteren Kelches in Form von zwei aus je fünf Platten bestehenden Reihen, die sich aus einem Netzwerk von Spicula zusammensetzen, zum Vorschein (Fig. 268 *B* und 269).

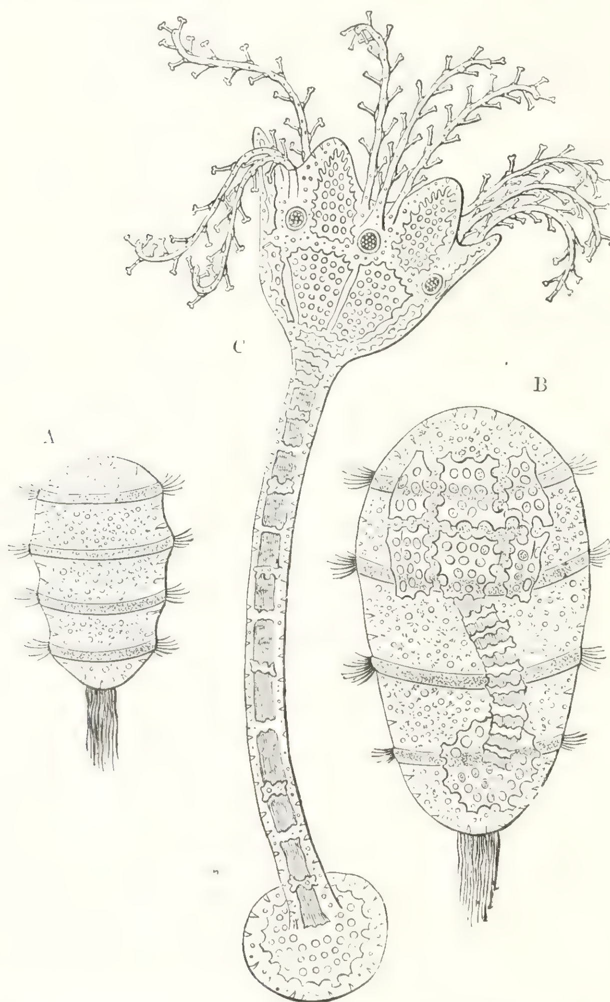


Fig. 268. Drei Entwicklungsstadien von *Antedon* (*Comatula*). (Aus LUBBOCK, nach THOMSON.)

A. Eben ausgeschlupfte Larve; *B*. Larve mit den Anlagen der Kalkplatten; *C*. Pentacrinoide Larve.

Die Platten des vorderen Rings werden als Oralia, die des hinteren als Basalia bezeichnet; jene umschliessen den linken, d. h. vorderen, diese den rechten, d. h. hinteren Peritonealsack. Die beiden Platten-

reihen stehen übrigens zuerst nicht genau transversal, sondern bilden zwei schiefe Kreise, deren dorsale Seite weiter vorn liegt als die ventrale. Bald jedoch werden sie transversal, während zugleich die ursprünglich etwas ventral gelegene Oralfläche in die Mitte des von den Oralplatten umschlossenen Gebietes verlagert wird.

Durch die Lageveränderung der ursprünglichen Ventralfläche in Beziehung zur Axe des Körpers geht die bilaterale Symmetrie der Larve in eine radiäre über. Gleichzeitig mit den ersten Skeletelementen des Kelches wird auch das Skelet des Stieles angelegt. Zuerst erscheint die Terminalplatte, dann die Glieder des Stiels, anfänglich deren acht. Die centrodorsale Platte soll nach THOMSON als oberstes Glied des Stiels entstehen[1]). Die Larve ist nach Ablauf dieser Vorgänge in Fig. 268 *B* und etwas mehr schematisch in Fig. 269 dargestellt.

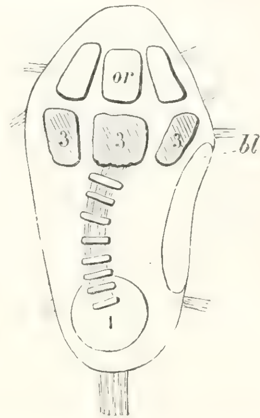


Fig. 269. Larve von *Antedon* mit der Anlage des Kalkskelets. (Aus CARPENTER, nach THOMSON.)

1. Terminalplatte am Ende des Stiels; *3.* Basalia; *or.* Oralia; *bl.* Lage des Blastoporus.

Nach Entwicklung dieser Skelettheile fallen die Wimperkränze der Verkümmerung anheim und bald darauf setzt sich die Larve mit der Terminalplatte ihres Stieles fest. Damit geht sie in das Pentacrinoidstadium über, das in Fig. 268 *C* und Fig. 270 dargestellt ist. Am obern Ende des Stiels zunächst dem Kelche werden neue Glieder eingeschoben und neue Elemente — die Radialia — kommen in Gestalt eines Ringes von fünf Platten zum Vorschein, welche zwischen den Basalia und Oralia und zwar mit denselben alternirend liegen (Fig. 270, *4*). Das Dach des Mundvorhofs (siehe Fig. 253 und S. 520) ist inzwischen eingerissen und damit die äussere Mundöffnung hergestellt. Rings um den Mund stehen fünf blumenblattartige Lappen, die je von einer Oralplatte gestützt werden (Fig. 268 *C*). Zwischen ihnen sprossen nun fünf verzweigte und äusserst contractile Tentakel hervor, die bisher im Vorhof eingeschlossen waren: sie bezeichnen die Lage der künftigen Radiärcanäle und sind Auswüchse des Wassergefässringes. Bald entsteht an der Basis eines jeden von ihnen noch ein Paar accessorischer Tentakel. Jeder primäre Tentakel entspricht einem Radiale. Diese liegen daher, wie ihr Name besagt, radial, die Basalia und Oralia dagegen interradial. Ausser den contractilen radialen Tentakeln werden sodann

[1]) GÖTTE (No. 549) anderseits ist der Meinung, dass sich die centrodorsale Platte durch Verschmelzung einer Anzahl anfänglich selbständiger Stäbchen bilde, welche gleichzeitig mit den untern Rändern der Basalia und dicht neben denselben entstünden, und dass sie demnach auch in ihrer Entstehung den Basalia gleich sei.

noch zehn nicht contractile Tentakel, in jedem Interradius zwei, entwickelt, die gleichfalls Divertikel des Wassergefässringes sind.

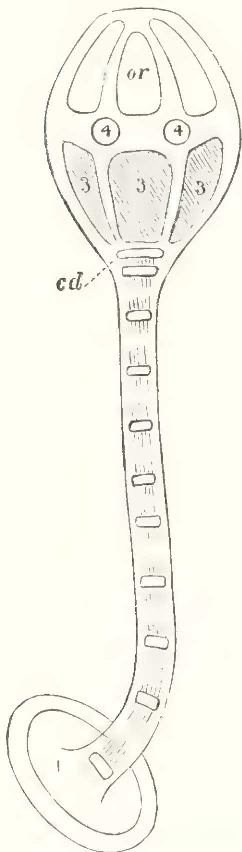


Fig. 270. Junge Pentacrinoidenlarve von *Antedon*. (Aus CARPENTER, nach WYVILLE THOMSON.) *1*. Terminalplatte des Stiels; *cd*. centrodorsale Platte; *3*. Basalia; *4*. Radialia; *or*. Oralia.

Im Laufe der weiteren Entwicklung vergrössert sich der Zwischenraum zwischen den Oralia und den Basalia, so dass eine breite Mundscheibe entsteht, deren Seiten von den auf die Basalia gestützten Radialia gebildet werden, während in ihrer Mitte die fünf Oralia mit ihren Lappen liegen.

Der After, welcher sich auf der Ventralseite an der Stelle des Blastoporus bildet (S. 521), wird von einer Analplatte umgeben, die interradial und an der Oberfläche der Mundscheibe zwischen Oralia und Radialia liegt. Im nächsten Interradius der Mundplatte findet sich die Oeffnung eines einfachen, in die Leibeshöhle führenden Trichters, welche LUDWIG für das Homologon der Mündung des Steincanals hält (S. 521) [1].

Vom Rande des Vorhofs wachsen die Arme empor und ziehen die Tentakelverlängerungen des Wassergefässrings mit sich. Bald treten noch zwei neue Reihen von Radialia auf.

Die gestielte Pentacrinoidenlarve wandelt sich schliesslich durch Rückbildung ihres Stiels in den fertigen *Antedon* um. Functionell wird der Stiel durch zahlreiche kurze Cirri ersetzt, welche von der centrodorsalen Platte entspringen. Die fünf Basalia verschmelzen zu einer einzigen Platte, der sogenannten Rosette, und die fünf Oralia verschwinden ganz, obschon die Lappen, in denen sie lagen, fortbestehen. Bei einigen gestielten Formen, z. B. *Rhizocrinus, Hyocrinus*, bleiben die Oralia dauernd erhalten. Die Arme gabeln sich am Ende des dritten Radiale und das erste Radiale

[1] Ich habe hier unterlassen, eine Discussion über die Homologien der einzelnen Platten bei den Echinodermenlarven zu versuchen, weil die Kriterien hiefür selbst noch streitig sind. Der Leser mag über diese Frage die gehaltvollen Abhandlungen von P. H. CARPENTER (No. 548) zu Rathe ziehen. CARPENTER sucht seine Homologien auf das Verhältniss der Platten zu den ursprünglichen Peritonealblasen zu gründen, und ich bin geneigt, diese Methode der Behandlung dieser Frage für die richtige zu halten. LUDWIG (No. 559), welcher die Oeffnung des Steincanals zum festen Ausgangspunkt nahm, ist zu ganz abweichenden Resultaten gelangt.

wird bei *Antedon rosacea* (jedoch nicht bei allen übrigen Arten der Gattung) durch das Wachsthum der centrodorsalen Platte oberflächlich verdeckt. Eine sehr grosse Anzahl von in die Leibeshöhle führenden Trichtern entsteht neben dem einen, welcher bei der jugendlichen Larve vorhanden war. Ludwig glaubt, dieselben seien ebenso vielen Oeffnungen des Steincanals homolog, und in der That entwickeln sich dem entsprechend zahlreiche Divertikel des Wassergefässringes.

Vergleichung der Echinodermenlarven und allgemeine Betrachtungen.

Jede Vergleichung der verschiedenen Larventypen der Echinodermen muss vor allem zwischen den freischwimmenden und den viviparen und festsitzenden Formen unterscheiden. Schon eine oberflächliche Betrachtung zeigt, dass die ersteren viel näher unter sich übereinstimmen als die viviparen Formen, wonach wir zu dem Schlusse berechtigt sind, dass die Entwicklung bei den letzteren abgekürzt und modificirt sei.

Die freien Formen sind sich im ersten Stadium nach der Bildung des Archenterons alle nahezu gleich. Die Seite zwischen After und späterem Munde flacht sich ab und (mit Ausnahme von *Antedon*, *Cucumaria*, *Psolinus* etc., die in Wirklichkeit eine abgekürzte Entwicklung haben wie die viviparen Formen) es entwickelt sich ein Wimperstreifen vor dem Munde und ein zweiter zwischen Mund und After. Diese Larvenform, in Fig. 264 *A* dargestellt, ist der Typus, von welchem sich die verschiedenen Formen der Echinodermenlarven ableiten.

In allen Fällen, Bipinnaria ausgenommen, fliessen die beiden Wimperstreifen bald in einander und bilden einen einzigen longitudinalen postoralen Wimperkranz.

Mit dem weiteren Wachsthum erleiden die Larven bedeutende Veränderungen und lassen sich demnach in den späteren Stadien in zwei Gruppen scheiden:

1) Die Pluteuslarve der Echinoiden und Ophiuroiden.

2) Der Typus der Auricularia (Holothuroiden) und der Bipinnaria (Asteroiden).

Die erste Gruppe charakterisirt sich durch eine Anzahl von Armen, welche einen mehr oder weniger geschlossenen Kreis um den Mund bilden und von Kalkstäbchen gestützt werden. Der Wimperkranz behauptet seinen ursprünglichen Zustand als einfache longitudinale Schnur während des ganzen Larvenlebens. Es ist nur ein sehr kleiner praeoraler Lappen vorhanden, während der Anallappen bedeutend entwickelt erscheint.

Die Auricularia und Bipinnaria gleichen einander in der Form, in der Entwicklung eines grossen praeoralen Lappens und im Mangel von provisorischen Kalkstäbchen, sie unterscheiden sich aber dadurch, dass die Wimperschnur bei Auricularia einfach (Fig. 271 *A*), bei

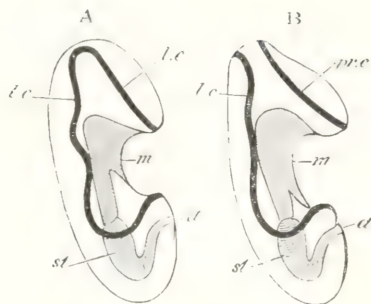


Fig. 271. *A.* Larve einer Holothurie, *B.* eines Seesterns.
m. Mund; *st.* Magen; *a.* After; *l.c.* primitive longitudinale Wimperschnur; *pr.c.* praeoraler Wimperkranz.

Bipinnaria dagegen doppelt ist (Fig. 271 *B*).

Die Bipinnarialarve zeigt eine starke Tendenz, weiche Arme zu entwickeln, während bei Auricularia die longitudinale Wimperschnur in eine Reihe transversaler Wimperkränze zerfällt. Dieser Zustand wird in einigen Fällen direct erreicht, was die betreffenden Larven unstreitig denen von *Antedon* nahe bringt, wo auf die gleichmässige Bewimperung sofort ein Zustand mit vier transversalen Wimperkränzen folgt, von denen einer praeoral verläuft.

Alle oder fast alle Echinodermenlarven sind bilateral-symmetrisch, und da sämmtliche Echinodermen schliesslich radiäre Symmetrie zeigen, so muss natürlich ein Uebergang vom bilateralen zum radiären Bau erfolgen.

Bei den Holothurien, bei *Antedon* und im allgemeinen auch bei den viviparen Typen vollzieht sich dieser Uebergang mehr oder weniger vollständig schon im Embryonalzustand; bei den Bipinnaria- und Pluteustypen dagegen kommt die radiäre Symmetrie erst nach Verkümmerung der Larvenanhänge zum Vorschein. Es ist eine merkwürdige Thatsache, die für Asteroiden, Ophiuroiden, Echinoiden und Crinoiden zu gelten scheint, dass die Dorsalseite der Larve nicht direct in die Dorsalscheibe des Erwachsenen übergeht, sondern vielmehr die dorsale und rechte Seite zusammen zur dorsalen oder abactinalen, die ventrale und linke zur actinalen oder ventralen Fläche des fertigen Thieres werden.

Ferner ist von Interesse, hier besonders hervorzuheben, dass sich die verschiedenen gegenwärtig vorhandenen Typen von Echinodermenlarven erst nach Differenzirung der existirenden Gruppen der Echinodermen ausgebildet haben können, denn sonst müsste man die unmögliche Annahme machen, dass die einzelnen Echinodermenabtheilungen jede von ihrem besonderen Larventypus abstammten. Die verschiedenen Anhänge u. s. w. der einzelnen Larven haben somit nur eine rein secundäre Bedeutung und ihr Verschwinden beim Uebergang der Larve in den fertigen Zustand, was nichts anderes ist als eine complicirte Metamorphose, lässt sich leicht erklären.

Ursprünglich war die Umwandlung der Larve in das erwachsene Thier jedenfalls ganz einfach, wie dies gegenwärtig noch bei den meisten Holothurien der Fall ist; als dann aber die Larven allmählich ihre mannichfaltigen provisorischen Anhänge entwickelten, stellte sich die Nothwendigkeit ein, dieselben beim Uebergang in den fertigen Zustand wieder zu resorbiren.

Es war nun offenbar von Vortheil, wenn diese Resorption so rasch als möglich geschah, weil eine im Uebergangsstadium befindliche Larve unter keineswegs günstigen Verhältnissen leben würde. Die plötzliche Metamorphose, welche die Asteroiden, Ophiuroiden und Echinoiden beim Uebergang aus dem Larven- in den fertigen Zustand zeigen, verdankt sicherlich dieser Ursache ihre Entstehung.

Ungeachtet der mannichfaltigen provisorischen Anhänge der Echinodermenlarven ist es doch wie schon erwähnt (S. 541) möglich, einen Larventypus zu erkennen, von welchem alle existirenden Echinodermenlarven als einfache Modificationen ableitbar erscheinen. Dieser Typus scheint mir aber mit keiner Larve irgend einer der früher beschriebenen Gruppen näher verwandt zu sein. Er zeigt allerdings gewisse Aehnlichkeiten mit der Trochosphaerenlarve der Chaetopoden, Mollusken u. s. w., allein die Unterschiede sind doch viel bedeutender. Vor allem unterscheiden sie sich durch den Charakter der Bewimperung. Beide Larven nehmen ihren Ausgang von einem gleichmässig bewimperten Zustand; während aber die Trochosphaere fast unabänderlich einen praeoralen und sehr häufig auch einen perianalen Wimperkranz besitzt, finden sich solche bei den Echinodermenlarven nur selten, und selbst wenn sie vorhanden sind, z. B. der praeorale Kranz der Bipinnaria und das terminale, jedoch kaum perianale Wimperbüschel von *Antedon*, so stimmen sie doch nicht völlig mit den mehr oder weniger ähnlichen Gebilden der Trochosphaere überein. Die allen Echinodermenlarven gemeinsam zukommenden beiden Wimperstreifen (Fig. 264 *A*), die sich später in eine longitudinale Wimperschnur verlängern, sind bisher noch bei keiner Trochosphaere gefunden worden. Die transversalen Wimperkränze der Holothurien- und Crinoidenlarven können keine Bedeutung für den Vergleich zwischen den Trochosphaeren und den Echinodermenlarven beanspruchen, da solche Kränze häufig auch secundär zur Entwicklung kommen; vergl. *Pneumodermon* und *Dentalium* unter den Mollusken.

Durch den Charakter des praeoralen Lappens unterscheiden sich die beiden Typen gleichfalls. Obgleich sich ein solcher bei den Echinodermenlarven häufig findet, so ist er doch niemals Sitz eines wichtigen (des oberen Schlund-) Ganglions und specieller Sinnesorgane, wie dies bei der Trochosphaere stets der Fall ist.

Die Trochosphaere hat nichts den Vasoperitonealblasen der Echinodermen irgendwie Aehnliches aufzuweisen, während anderseits die für die Trochosphaere charakteristischen Excretionsorgane bei den Echinodermenlarven nicht angetroffen werden.

Die einzige Larve, welche derjenigen der Echinodermen noch am nächsten kommt, ist die im folgenden Capitel beschriebene Larve von *Balanoglossus*.

LITERATUR.

542) ALEX. AGASSIZ. *Revision of the Echini.* Cambridge, U. S. 1872—74.

543) ALEX. AGASSIZ. „North American Starfishes.“ *Memoirs of the Museum of Comparative Anatomy and Zoology at Harvard College*, Vol. V, No. 1. 1877 (ursprünglich veröffentlicht 1864).

544) J. Barrois. „Embryogénie de l'Asteriscus verruculatus." *Journal de l'Anat. et Phys.* 1879.

545) A. Baur. *Beiträge zur Naturgesch. d. Synapta digitata.* Dresden, 1864.

546) H. G. Bronn. *Klassen u. Ordnungen etc.* Vol. II, *Strahlthiere.* 1860.

547) W. B. Carpenter. „Researches on the structure, physiology and development of Antedon." *Phil. Trans.*, CLVI. 1866, und *Proceedings of the Roy. Soc.*, No. 166, 1876.

548) P. H. Carpenter. „On the oral and apical systems of the Echinoderms." *Quart. Journ. of Micr. Science,* Vol. XVIII. und XIX. 1878—79.

549) A. Götte. „Vergleichende Entwicklungsgeschichte d. Comatula mediterranea." *Arch. f. mikr. Anat.*, Vol. XII. 1876.

550) R. Greeff. „Ueber die Entwicklung des Asteracanthion rubens vom Ei bis zur Bipinnaria u. Brachiolaria." *Schriften d. Gesellschaft zur Beförderung d. gesammten Naturwissenschaften zu Marburg*, Bd. XII. 1876.

551) R. Greeff. „Ueber den Bau u. die Entwicklung d. Echinodermen." *Sitz. d. Gesellsch. z. Beförderung d. gesammt. Naturwissensch. zu Marburg*, No. 4. 1879.

552) T. H. Huxley. „Report upon the researches of Müller into the anat. and devel. of the Echinoderms." *Ann. and Mag. of Nat. History*, 2. Ser., Vol. VIII. 1851.

553) Koren & Danielssen. „Observations sur la Bipinnaria asterigera." *Ann. Scien. Natur.*, Sér. III, Vol. VII. 1847.

554) Koren & Danielssen. „Observations on the development of the Starfishes." *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, Vol. XX. 1857.

555) A. Kowalevsky. „Entwicklungsgeschichte d. Holothurien." *Mém. Ac. Pétersbourg*, Sér. VII, Tom. XI, No. 6.

556) A. Krohn. „Beobachtungen a. d. Entwickl. d. Holothurien u. Seeigel." *Müller's Archiv*, 1851.

557) A. Krohn. „Ueber d. Entwickl. d. Seesterne u. Holothurien." *Müller's Archiv*, 1853.

558) A. Krohn. „Beobachtungen über Echinodermenlarven." *Müller's Archiv*, 1854.

559) H. Ludwig. „Ueber d. primär. Steinkanal d. Crinoideen nebst vergl. anat. Bemerk. über d. Echinodermen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXXIV. 1880.

560) E. Metschnikoff. „Studien über d. Entwickl. d. Echinodermen u. Nemertinen." *Mém. Acad. Pétersbourg*, Sér. VII, Tom. XIV, No. 8. 1869.

561) Joh. Müller. „Ueber d. Larven u. d. Metamorphose d. Echinodermen." *Abhandl. d. Berl. Akad.* (fünf Abhandlungen), 1848, 1849, 1850, 1852 (zwei Abhandlungen).

562) Joh. Müller. „Allgemeiner Plan d. Entwicklung d. Echinodermen." *Abhandlungen d. Berl. Akad.*, 1853.

563) E. Selenka. „Zur Entwicklung d. Holothurien." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVII. 1876.

564) E. Selenka. „Keimblätter u. Organanlage bei Echiniden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXIII. 1879.

565) Sir Wyville Thomson. „On the Embryology of the Echinodermata." *Natural History Review*, 1864.

566) Sir Wyville Thomson. „On the Embryogeny of Antedon rosaceus." *Phil. Trans.*, 1865.

XXI. CAPITEL.

ENTEROPNEUSTA.

Die Larve von *Balanoglossus* ist unter dem Namen *Tornaria* bekannt. Ueber die praelarvale Entwicklung wissen wir nichts und das jüngste bisher beschriebene Stadium (Fig. 272; Götte, No. 569) zeigt schon in mehreren Punkten eine bemerkenswerthe Aehnlichkeit mit einer jungen Bipinnaria.

Ein an der Bauchseite gelegener Mund *(m)* führt in einen Darmcanal mit terminalem After *(an)*. Ein praeoraler Lappen ist wohlentwickelt wie bei Bipinnaria, aber ein postanaler Lappen fehlt. Die Wimperschnüre zeigen im allgemeinen dieselbe Form wie dort: ein praeoraler querer und ein postoraler longitudinaler Kranz, welche auf der Spitze des praeoralen Lappens beinah zusammentreffen (Fig. 273). Vom Oesophagus steigt ein contractiles Band in die Spitze des praeoralen Lappens empor und der Darmcanal besitzt ein gegen die Rückenfläche gerichtetes Divertikel (Fig. 272, *W*). In dem Raume zwischen Leibeswand und Darm sind contractile Zellen zerstreut.

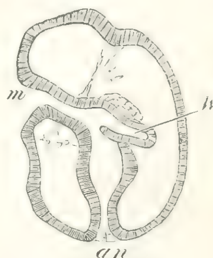


Fig. 272. Jugendliches Entwicklungsstadium von *Tornaria*. (Nach Götte.)

W. sogenannte Wassergefässblase, die sich als Ausstülpung des Mesenterons bildet; *m.* Mund; *an.* After.

Im nächsten Stadium (Fig. 274 *A*) entsteht ein ansehnlicher querer postoraler Kranz aus einer einzigen Reihe langer Cilien, während die ursprünglichen Kränze mehrfache Krümmungen erhalten. Das Darmdivertikel des letzten Stadiums ist zur selbständigen Blase geworden, die sich durch einen Porus auf der Rückenfläche nach aussen öffnet (Fig. 274 *A*, *w*). Der contractile Strang hat sich nun an dieser Blase befestigt. Da wo derselbe zwischen den beiden vorderen Wimperkränzen auf die Spitze des praeoralen Lappens trifft, ist eine Epiblastverdickung (? ein Ganglion) aufgetreten, auf welcher zwei Augenflecken liegen (Fig. 273, *oc* und Fig. 274 *A*). An der Bauchfläche besteht eine tiefe Einbuchtung.

Wenn die Larve älter wird, so krümmen sich die ursprünglichen Wimperkränze noch stärker und es entsteht bei der Larve im Mittelmeer zwischen dem ersten queren Kranz und dem After ein zweiter Kranz von kleinen Wimpern. Die Wassergefässblase hat sich in zwei Schläuche zu beiden Seiten des Magens verlängert. Auch eine pulsirende Blase, ein Herz, hat sich entwickelt (Fig. 274 *B*, *ht*) und zwar nach SPENGEL (No. 572) aus einer Verdickung der Epidermis. Dasselbe wird später von einem Pericardium umhüllt und gelangt in eine Vertiefung an der Wassergefässblase. Nun wachsen aus der Magengegend des Darmcanals zwei Paar Divertikel hinter einander hervor (AGASSIZ, No. 568). Die beiden Theile jedes Paares stellen flache Hohlräume dar, welche zusammen eine vollständige Hülle um die entsprechenden Abschnitte des Darmcanals bilden. Beide Theile jedes Paares verschmelzen dann mit einander und liefern auf diese Weise einen doppelwandigen Cylinder rings um den Darmcanal, allein ihre Hohlräume bleiben durch ein dorsales und ein ventrales Septum von einander getrennt.

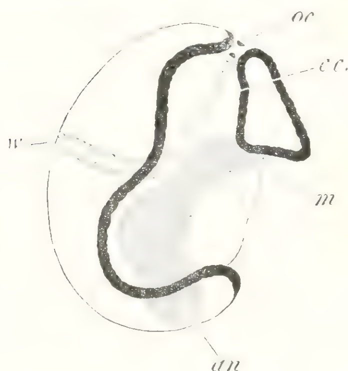


Fig. 273. Junge *Tornaria*. (Nach MÜLLER.)
m. Mund; *an.* After; *w.* Wassergefässblase; *oc.* Augenflecken; *c.c.* contractiler Strang.

Schliesslich (SPENGEL) geht aus dem Hohlraum des vorderen Cylinders der Abschnitt der Leibeshöhle im Halskragen des Erwachsenen und aus dem des hinteren (Fig. 274 *B*, *c*) die übrige Leibeshöhle hervor. Die Septen zwischen den beiden Hälften jedes Cylinders bleiben als dorsales und ventrales Mesenterium bestehen.

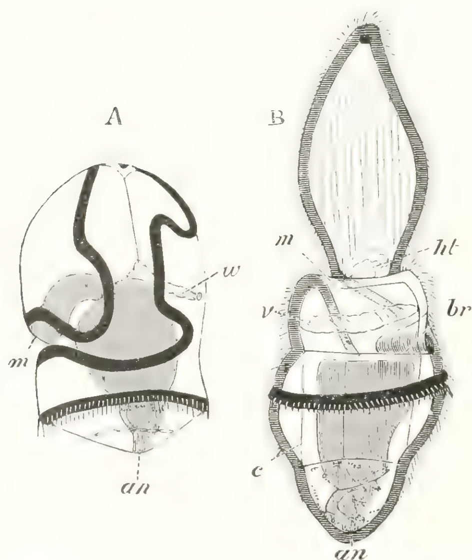


Fig. 274. Zwei Entwicklungsstadien von *Tornaria*. (Nach METSCHNIKOFF.)
Die schwarzen Linien stellen die Wimperschnüre dar.
m. Mund; *an.* After; *br.* Kiemenspalte; *ht.* Herz; *c.* Leibeshöhle zwischen der splanchnischen und somatischen Mesoblastschicht; *w.* Wassergefassblase; *v.* kreisförmiges Blutgefass.

Die Umwandlung der Tornaria (Fig. 274 *A*) in

den *Balanoglossus* (Fig. 274 *B*) vollzieht sich in wenigen Stunden und besteht hauptsächlich in gewissen Aenderungen der äusseren Form und im Verschwinden der longitudinalen Wimperschnur.

Der Körper des jungen *Balanoglossus* (Fig. 274 *B*) zerfällt in drei Abschnitte, 1) den Rüsselabschnitt, 2) den Kragen und 3) den eigentlichen Rumpf. Der Rüssel ist durch Verlängerung des praeoralen Lappens zu einem ovalen Körper entstanden, der auf seiner Spitze die Augenflecken trägt und mit kräftigen Längsmuskeln versehen ist. Das Herz *(ht)* und die Wassergefässblase liegen an seiner Basis, aber der mit der letzteren verbunden gewesene contractile Strang ist nicht mehr vorhanden. Der Mund liegt auf der Ventralseite an der Basis des praeoralen Lappens und gleich dahinter folgt der Kragen. Der übrige Körper ist ungefähr kegelförmig und wird noch von dem queren Wimperkranz der Larve umgürtet, der bei der Mittelmeerspecies in der Mitte der Magengegend, bei der amerikanischen dagegen in der Schlundregion liegt.

Der ganze Körper mit Einschluss des Rüssels bedeckt sich reichlich mit Wimpern.

Einer der wichtigsten Charaktere von *Balanoglossus* liegt bekanntlich im Besitz von Athemwerkzeugen, die mit den Kiemenspalten der Wirbelthiere vergleichbar sind. Die ersten Spuren dieser Gebilde kommen deutlich zum Vorschein, während die Larve noch im Tornariazustand ist, in Gestalt eines Paares von taschenförmigen Aussackungen des Oesophagus bei der Mittelmeerart und von vier Paaren bei der amerikanischen (Fig. 275, *br*).

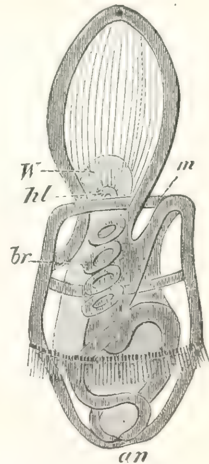


Fig. 275. Vorgerücktes Entwicklungsstadium von *Balanoglossus* mit vier Kiemenspalten. (Nach ALEX. AGASSIZ.)

m. Mund; *an*. After; *br*. Kiemenspalte; *ht*. Herz; *W*. Wassergefässblase.

Bei der Mittelmeer-Tornaria treffen die beiden Taschen dorsal auf die äussere Haut und bekommen im jungen *Balanoglossus* (Fig. 274 *B*, *br)* auf dieser Seite äussere Oeffnungen. Bei der amerikanischen Species bleiben die ersten vier Taschen ohne äussere Oeffnungen, bis noch mehr Taschen gebildet sind. Solche entstehen fortwährend bei der amerikanischen und wahrscheinlich auch bei der Mittelmeerart, die Umwandlung der einfachen Taschen in die complicirten Kiemengebilde des Erwachsenen ist aber nur von AGASSIZ (No. 568) an der amerikanischen Species untersucht worden. Vor allem scheint der Bau der Kiemenspalten bei der letzteren viel weniger verwickelt zu sein als bei der Mittelmeerspecies. Die einfachen Taschen der Larve werden ziemlich zahlreich; erst sind sie kreisförmig, dann elliptisch und die Dorsalwand

jeder Spalte faltet sich ein; später bilden sich immer neue Falten, wodurch die Kiemen eine viel complicirtere Beschaffenheit erlangen. Die äusseren Oeffnungen erscheinen erst verhältnissmässig spät.

Unsere Kenntniss von der Entwicklung der inneren Organe, die wir hauptsächlich Agassiz verdanken, ist noch sehr unvollkommen. Das Gefässsystem kommt schon früh in Gestalt eines dorsalen und eines ventralen Gefässes zum Vorschein, die beide spitz zulaufen und augenscheinlich an beiden Enden blind abschliessen. Die beiden Schläuche der Wassergefässblase, welche im Tornariastadium auf dem Magen ruhten, wachsen nun um den Oesophagus herum und bilden einen vordern Gefässring, der nach Agassiz mit dem Herzen in Verbindung treten soll, obgleich er durch den Rückenporus auch mit der Aussenwelt communicirt und anderseits mit dem übrigen Gefässsystem zusammenzuhängen scheint. Nach Spengel (No. 572) jedoch tritt das Rückengefäss mit dem Herzen in Verbindung, welches das ganze Leben über im Rüssel verbleibt; der Hohlraum der Wassergefässblase bildet die Rüsselhöhle des Erwachsenen und ihr Porus bleibt als dorsale (nicht, wie gewöhnlich angegeben wird, ventrale) nach aussen führende Oeffnung bestehen.

Die Augenflecken verschwinden.

Tornaria ist eine sehr interessante Larvenform, da sie in ihrem Bau ungefähr die Mitte hält zwischen der Echinodermenlarve und dem den Mollusken, Chaetopoden u. s. w. gemeinsamen Trochosphaerentypus. Die Körpergestalt, insbesondere die Form der ventralen Vertiefung, der Charakter der longitudinalen Wimperschnur, der Bau und die Entstehung der Wassergefässblase und die Bildung der Wandungen der Leibeshöhle aus Darmdivertikeln — Alles sind Erscheinungen, welche auf einen Zusammenhang mit Echinodermenlarven hinweisen.

Anderseits sind die Augenflecken am Ende des praeoralen Lappens[1]), der von diesem zum Oesophagus herabsteigende contractile Strang (Fig. 273), die beiden hinteren Wimperkränze und der terminale After lauter Trochosphaerencharaktere.

Das Fortbestehen des praeoralen Lappens als Rüssel hat insofern Bedeutung, als es zeigt, dass *Balanoglossus* offenbar der überlebende Vertreter einer primitiven Gruppe ist.

[1]) Es wäre von Interesse, Näheres über das Schicksal der Epiblastverdickung in der Nähe der Augenflecken zu wissen. Dieselbe sollte von rechtswegen das obere Schlundganglion sein, und es scheint nicht absolut unmöglich, dass aus diesem der dorsomediane Strang in der Gegend des Kragens hervorgeht, welcher nach Spengel das Hauptganglion des Erwachsenen darstellt.

LITERATUR.

567) A. Agassiz. „Tornaria.“ *Ann. Lyceum Nat. Hist.*, VIII. New York, 1866.

568) A. Agassiz. „The History of Balanoglossus and Tornaria.“ *Mem. Amer. Acad. of Arts and Sciences*, Vol. IX. 1873.

569) A. Götte. „Entwicklungsgeschichte d. Comatula mediterranea.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. XII, 1876, p. 641.

570) E. Metschnikoff. „Untersuchungen über d. Metamorphose, etc. Tornaria).“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XX. 1870.

571) J. Müller. „Ueber d. Larven u. Metamorphose d. Echinodermen.“ *Abhandl. Berl. Akad.*, 1849 und 1850.

572) J. W. Spengel. „Bau u. Entwicklung von Balanoglossus.“ *Tagebl. d. Naturf. Vers. München*, 1877.

INDEX.

ANHANG.

LITERATURVERZEICHNISS.

ALLGEMEINE LITERATUR ÜBER DAS EI.

1) Ed. van Beneden. „Recherches sur la composition et la signification de l'œuf" etc. *Mém. cour. de l'Acad roy. des Sciences de Belgique,* Vol. XXXIV. 1870.

2) R. Leuckart. Artikel „Zeugung". R. Wagner's *Handwörterbuch der Physiologie.* Vol. IV. 1853.

3) Fr. Leydig. „Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in der Thierwelt u. nach ihrer Bedeutung." *Oken, Isis,* 1848.

4) Ludwig. „Ueber die Eibildung im Thierreiche." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg,* Vol. I. 1874[1].

5) Allen Thomson. Artikel „Ovum" in Todd's *Cyclopædia of Anatomy and Physiology,* Vol. V. 1859.

6) W. Waldeyer. *Eierstock u. Ei.* Leipzig, 1870.

DAS EI DER COELENTERATEN.

7) Ed. van Beneden. „De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire." *Bull. Acad. roy. Belgique,* 3e série, Vol. XXXVII. 1874.

8) O. und R. Hertwig. *Der Organismus der Medusen.* Jena, 1878.

9) N. Kleinenberg. *Hydra.* Leipzig, 1872.

DAS EI DER PLATYELMINTHEN.

10) P. Hallez. *Contributions à l'Histoire naturelle des Turbellariés.* Lille, 1879.

11) S. Max Schultze. *Beiträge z. Naturgeschichte der Turbellarien.* Greifswald, 1851.

12) C. Th. von Siebold. „Helminthologische Beiträge." *Müller's Archiv,* 1836.

13) C. Th. von Siebold. *Lehrbuch d. vergleich. Anat. d. wirbellosen Thiere.* Berlin, 1848.

14) E. Zeller. „Weitere Beiträge z. Kenntniss der Polystomen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.,* Bd. XXVII. 1876.

[Siehe auch Ed. van Beneden (No. 1).]

DAS EI DER ECHINODERMEN.

15) C. K. Hoffmann. „Zur Anatomie d. Echiniden u. Spatangen." *Niederländisch. Archiv f. Zoologie,* Vol. I. 1871.

[1] In dieser Abhandlung ist eine sehr vollständige und kritische Uebersicht der einschlagenden Literatur enthalten.

16) C. K. Hoffmann. „Zur Anatomie d. Asteriden." *Niederländisch. Archiv f. Zoologie*, Vol. II. 1873.
17) H. Ludwig. „Beiträge zur Anatomie d. Crinoiden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXVIII. 1877.
18) Joh. Müller. „Ueber den Canal in den Eiern d. Holothurien." *Müller's Archiv*, 1854.
19) C. Semper. *Holothurien.* Leipzig, 1868.
20) E. Selenka. *Befruchtung des Eies v. Toxopneustes variegatus*, 1878.
[Siehe auch Ludwig (No. 4) etc.]

DAS EI DER MOLLUSKEN.

Lamellibranchiata.

21) H. Lacaze-Duthiers. „Organes génitaux des Acéphales Lamellibranches." *Ann. Sci. Nat.*, 4me série, Vol. II. 1854.
22) W. Flemming. „Ueber die erste Entwicklung am Ei der Teichmuschel." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. X. 1874.
23) W. Flemming. „Studien über die Entwicklung der Najaden." *Sitz. d. k. Akad. d. Wiss. Wien*, Vol. LXXI. 1875.
24) Th. von Hessling. „Einige Bemerkungen, etc." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. V. 1854.
25) H. von Ihering. „Zur Kenntniss der Eibildung bei den Muscheln." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIX. 1877.
26) Keber. *De Introitu Spermatozoorum in ovula*, etc. Königsberg, 1853.
27) Fr. Leydig. „Kleinere Mittheilung etc." *Müller's Archiv*, 1854

Gasteropoda.

28) C. Semper. „Beiträge zur Anat. u. Physiol. der Pulmonaten." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. VIII. 1857.
29) H. Eisig. „Beiträge zur Anat. u. Entwickl. der Pulmonaten." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIX. 1869.
30) Fr. Leydig. „Ueber Paludina vivipara." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. II. 1850.

Cephalopoda.

31) Alb. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden.* Zürich, 1844.
32) E. R. Lankester. „On the developmental History of the Mollusca." *Phil. Trans.*, 1875.

DAS EI DER CHAETOPODEN.

33) Ed. Claparède. „Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples." *Mém. d. l. Société phys. et d'hist. nat. de Genève* 1868—69 und 1870.
34) E. Ehlers. *Die Borstenwürmer nach system. und anat. Untersuchungen.* Leipzig, 1864—68.
35) E. Selenka. „Das Gefässsystem d. Aphrodite aculeata." *Niederländisches Archiv f. Zool.*, Vol. II. 1873.

DAS EI DER DISCOPHOREN.

36) H. Dorner. „Ueber die Gattung *Branchiobdella*." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XV. 1865.
37) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten.*
38) Fr. Leydig. „Zur Anatomie v. Piscicola geometrica, etc." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. I. 1849.
39) C. O. Whitman. „Embryology of Clepsine." *Quart. J. of Micr. Sci.*, Vol. XVIII. 1878.

DAS EI DER GEPHYREEN.

40) Keferstein und Ehlers. *Zoologische Beiträge.* Leipzig, 1861.

41) C. Semper. *Holothurien*, 1868, p. 145.

42) J. W. Spengel. „Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen." *Mittheil. a. d. zool Station z. Neapel*, Vol. I. 1879.

43) J. W. Spengel. „Anatomische Mittheilungen über Gephyreen." *Tagebl. d. Naturf. Vers.* München, 1877.

DAS EI DER NEMATODEN.

44) Ed. Claparède. *De la formation et de la fécondation des œufs chez les Vers Nématodes.* Genève, 1859.

45) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten.*

46) H. Munk. „Ueber Ei- und Samenbildung u. Befruchtung bei den Nematoden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. IX. 1858.

47) H. Nelson. „On the reproduction of Ascaris mystax, etc." *Phil. Trans.* 1852.

48) A. Schneider. *Monographie der Nematoden.* Berlin, 1866.

DAS EI DER INSECTEN.

49) A. Brandt. *Ueber das Ei u. seine Bildungsstätte.* Leipzig, 1878.

50) T. H. Huxley. „On the agamic reproduction and morphology of Aphis." *Linnean Trans.*, Vol. XXII. 1858. Siehe auch *Anat. d. Wirbellosen Thiere*, 1878.

51) R. Leuckart. „Ueber die Mikropyle u. den feinern Bau der Schalenhaut bei den Insecteneiern." *Müller's Archiv*, 1855.

52) Fr. Leydig. *Der Eierstock u. die Samentasche der Insecten.* Dresden, 1866.

53) Lubbock. „The ova and pseudova of Insects.", *Phil. Trans.* 1859.

54) Stein. *Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer.* Berlin, 1847.

[Vergl. auch Claus, Landois, Weismann, Ludwig (No. 4).]

DAS EI DER ARANEINEN.

55) Victor Carus. „Ueber die Entwickl. des Spinneneies." *Zeitschr f. wiss. Zool.*, Vol. II. 1850.

56) v. Wittich. „Die Entstehung des Arachnideneies im Eierstock, etc." *Müller's Archiv*, 1849.

[Vergl. Leydig, Balbiani, Ludwig (No. 4), etc.]

DAS EI DER CRUSTACEEN.

57) Aug. Weismann. „Ueber die Bildung von Wintereiern bei *Leptodora hyalina*." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXVII. 1876.

[In Betreff der allgemeinen Literatur siehe Ludwig, No. 4 und Ed. van Beneden, No. 1.]

DAS EI DER CHORDATEN.

Urochorda. (Tunicata.)

58) A. Kowalevsky. „Weitere Studien über die Entwicklung der Ascidien." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VII. 1871.

59) A. Kowalevsky. „Ueber Entwicklungsgeschichte des *Pyrosoma*." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XI. 1875.

60) Kupffer. „Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VI. 1870.

61) Giard. „Études critiques des travaux, etc." *Archives de Zool. expériment.*, Vol. I. 1872.

62) C. Semper. „Ueber die Entstehung, etc." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, Bd. II. 1875.

Cephalochorda.

63) P. Langerhans. „Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*." p. 330—333. *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XII. 1876.

Craniata.

64) F. M. Balfour. „On the structure and development of the Vertebrate Ovary." *Quart. J. of Micr. Science*, Vol. XVIII. 1878.
65) Th. Eimer. „Untersuchungen über die Eier der Reptilien." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. VIII. 1872.
66) Pflüger. *Die Eierstöcke der Säugethiere u. des Menschen.* Leipzig, 1863.
67) J. Foulis. „On the development of the ova and structure of the ovary in Man and other Mammalia." *Quart. J. of Micr. Science*, Vol. XVI. 1876.
68) J. Foulis. „The development of the ova, etc." *Journal of Anat. and Phys.*, Vol. XIII. 1878—79.
69) C. Gegenbaur. „Ueber den Bau u. die Entwicklung der Wirbelthiereier mit partieller Dottertheilung." *Müller's Archiv*, 1861.
70) Alex. Götte. *Entwicklungsgeschichte der Unke.* Leipzig, 1875.
71) W. His. *Untersuchungen über das Ei u. die Eientwicklung bei Knochenfischen.* Leipzig, 1873.
72) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte des Menschen u. d. höheren Thiere.* Leipzig, 1878.
73) J. Müller. „Ueber die zahlreichen Porenkanäle in der Eikapsel der Fische." *Müller's Archiv*, 1854.
74) W. H. Ransom. „On the impregnation of the ovum in the Stickleback." *Proc. R. Society*, Vol. VII. 1854.
75) C. Semper. „Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, Vol. II. 1875.
[Vergl. Ludwig, No. 4, Ed. van Beneden, No 1, Waldeyer, No. 6, etc.]

REIFUNG UND BEFRUCHTUNG DES EIES.

76) Auerbach. *Organologische Studien*, Heft 2. Breslau, 1874.
77) Bambeke. „Recherches s. l'Embryologie des Batraciens." *Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 2me sér., T. LXI, 1876.
78) E. van Beneden. „La Maturation de l'Oeuf des Mammifères." *Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 2me sér., T. XL. No. 12, 1875.
79) Idem. „Contributions à l'Histoire de la Vésicule Germinative, etc." *Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 2me sér., T. XLI. No. 1, 1876.
80) O. Bütschli. *Eizelle, Zelltheilung und Conjugation der Infusorien.* Frankfurt, 1876.
81) F. M. Balfour. „On the Phenomena accompanying the Maturation and Impregnation of the Ovum." *Quart. J. of Microsc. Science*, Vol. XVIII. 1878.
82) Calberla. „Befruchtungsvorgang beim Ei von *Petromyzon Planeri*." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXX.
83) W. Flemming. „Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden." *Sitz. d. k. Akad. Wien*, Bd. LXXI. 1875.
84) H. Fol. „Die erste Entwicklung des Geryonideneies." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. VII. 1873.
85) Idem. „Sur le Développement des Ptéropodes." *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, Vol. IV und V. 1875—76.
86) Idem. „Sur le Commencement de l'Hénogénie." *Archives des Sciences Physiques et Naturelles.* Genève, 1877.
87) Idem. *Recherches sur l. Fécondation et l. commenc. d. l'Hénogénie.* Genève, 1879.

88) R. GREEFF. „Ueber den Bau u. die Entwicklung der Echinodermen.“ *Sitzungsber. der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwiss. zu Marburg*, No. 5, 1876.

89) OSCAR HERTWIG. „Beiträge z. Kenntniss d. Bildung u. s. w. d. thier. Eies.“ *Morphologisches Jahrbuch*, Vol. I. 1876.

90) IDEM. Ibid. *Morphologisches Jahrbuch*, Vol. III, Heft 1. 1877.

91) IDEM. „Weitere Beiträge, etc.“ *Morphologisches Jahrbuch*, Vol. III, 1877, Heft 3.

92) IDEM. „Beiträge z. Kenntniss, etc.“ *Morphologisches Jahrbuch*, Vol. IV, Heft 1 und 2. 1878.

93) N. KLEINENBERG. *Hydra*. Leipzig, 1872.

94) C. KUPFFER u. B. BENECKE. *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen*. Königsberg, 1878.

95) J. OELLACHER. „Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthiereie.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. VIII. 1872.

96) W. SALENSKY. „Befruchtung u. Furchung des Sterlet-Eies.“ *Zoologischer Anzeiger*, No. 11. 1878.

97) E. SELENKA. *Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus*. Leipzig, 1878.

98) STRASBURGER. *Ueber Zellbildung u. Zelltheilung*. Jena, 1876.

99) IDEM. *Ueber Befruchtung u. Zelltheilung*. Jena, 1878.

100) C. O. WHITMAN. „The Embryology of Clepsine.“ *Quart. J. of Micr. Science*, Vol. XVIII. 1878.

THEILUNG DES KERNES.

101) W. FLEMMING. „Beiträge zur Kenntniss der Zelle u. ihrer Lebenserscheinungen.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XVI. 1878.

102) E. KLEIN. „Observations on the glandular epithelium and division of nuclei in the skin of the Newt.“ *Quart. J. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879.

103) PEREMESCHKO. „Ueber die Theilung der thierischen Zellen.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XVI. 1878.

104) E. STRASBURGER. „Ueber ein z. Demonstration geeignetes Zelltheilungsobject.“ *Sitz. d. Jenaischen Gesellsch. f. Med. u. Naturwiss.*, 18. Juli, 1879.

AEUSSERE ERSCHEINUNGEN DER FURCHUNG.

105) E. HAECKEL. „Die Gastrula u. Eifurchung.“ *Jenaische Zeitschrift*, Vol. IX. 1877.

106) FR. LEYDIG. „Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in d. Thierwelt u. nach ihrer Bedeutung.“ *Oken, Isis*. 1848.

ALLGEMEINE WERKE ÜBER EMBRYOLOGIE.

107) K. E. VON BAER. „Ueber Entwicklungsgeschichte d. Thiere.“ Königsberg, 1828—1837.

108) C. CLAUS. *Grundzüge d. Zoologie*. Marburg u. Leipzig, 1879.

109) C. GEGENBAUR. *Grundriss d. vergl. Anatomie*. Leipzig, 1878.

110) E. HAECKEL. *Studien z. Gastraea-Theorie*. Jena, 1877 u. *Jenaische Zeitschrift*, Vol. VIII u. IX.

111) E. HAECKEL. *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. Leipzig, 1876.

112) E. HAECKEL. *Anthropogenie*. Leipzig, 1874.

113) TH. H. HUXLEY. *The Anatomy of Invertebrated Animals*. Churchill, 1877.

114) E. R. LANKESTER. „Notes on Embryology and Classification.“ *Quart. J. of Micr. Science*, Vol. XVII. 1877.

115) A. S. P. PACKARD. *Life Histories of Animals, including Man, or Outlines of Comparative Embryology*. Holt u. Co, New-York, 1876.

116) H. RATHKE. *Abhandlungen z. Bildungs- u. Entwicklungsgesch. d. Menschen u. d. Thiere*. Leipzig, 1833.

DICYEMIDAE.

117) E. van Beneden. „Recherches sur les Dicyémides.“ *Bull. de l'Académie roy. de Belgique*, 2e sér. Tom. XLI. No. 6 u. T. XLII. No. 7, 1876. Diese Abhandlung enthält auch ein vollständiges Literaturverzeichniss.

118) A. Kölliker. *Ueber Dicyema paradoxum, den Schmarotzer der Venenanhänge der Cephalopoden.*

119) Aug. Krohn. „Ueber d. Vorkommen von Entozoen, etc.“ *Froriep, Notizen*, VII. 1839.

ORTHONECTIDAE.

120) Alf. Giard. „Les Orthonectida, classe nouv. du Phylum des Vers.“ *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, Vol. XV. 1879.

121) El. Metschnikoff. „Zur Naturgeschichte der *Orthonectidae*.“ *Zoologischer Anzeiger*, No. 40–43. 1879.

PORIFERA.

122) C. Barrois. „Embryologie de quelques éponges de la Manche.“ *Annales des Sc. Nat. Zool.*, VI. sér., Vol. III. 1876.

123) Carter. „Development of the Marine Sponges.“ *Annals and Mag. of Nat. Hist.*, 4th ser., Vol. XIV. 1874.

124) Ganin[1]. „Zur Entwicklung der Spongilla fluviatilis.“ *Zoolog. Anzeiger*, Vol. I, No. 9. 1878.

125) Robert Grant. „Observations and Experiments on the Structure and Functions of the Sponge.“ *Edinburgh Phil. J.*, Vol. XIII u. XIV. 1825, 1826.

126) E. Haeckel. *Die Kalkschwämme.* 1872.

127) E. Haeckel. *Studien zur Gastraeatheorie.* Jena, 1877.

128) C. Keller. *Untersuchungen über Anatomie u. Entwicklungsgeschichte einiger Spongien.* Basel, 1876.

129) C. Keller. „Studien über Organisation u. Entwicklung d. Chalineen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXIII. 1879.

130) Lieberkühn. „Beitr. z. Entwickl. d. Spongillen.“ *Müller's Archiv*, 1856.

131) Lieberkühn. „Neue Beitr. z. Anatomie d. Spongien.“ *Müller's Archiv*, 1859.

132) El. Metschnikoff. „Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIV. 1874.

133) El. Metschnikoff. „Beiträge z. Morphologie der Spongien.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVII. 1876.

134) El. Metschnikoff. „Spongiologische Studien.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXII. 1879.

135) Miklucho Maclay. „Beiträge zur Kenntniss der Spongien.“ *Jenaische Zeitschr.*, Bd. IV. 1868.

136) O. Schmidt. „Zur Orientirung über die Entwicklung der Schwämme.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXV. 1875.

137) O. Schmidt. „Nochmals die Gastrula der Kalkschwämme.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. XII. 1876.

138) O. Schmidt. „Das Larvenstadium von Ascetta primordialis u. Ascetta clathrus.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. XIV. 1877.

139) F. E. Schulze. „Ueber den Bau u. die Entwicklung von Sycandra raphanus.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXV, Suppl. 1875.

140) F. E. Schulze. „Zur Entwicklungsgesch. v. Sycandra.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVII. 1876.

141) F. E. Schulze. „Untersuchungen über den Bau etc. Die Gattung Halisarca.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVIII. 1877.

142) F. E. Schulze. „Untersuchungen über den Bau etc. Die Metamorphose von Sycandra raphanus.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXI. 1878.

[1] Von demselben Verfasser existirt eine russische Arbeit, welche eine ausführliche, von schönen Abbildungen begleitete Darstellung seiner Beobachtungen enthält.

143) F. E. Schulze. „Untersuchungen über den Bau etc. Die Familie d. Aplysinidae.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXX. 1878.

144) F. E. Schulze. „Untersuchungen über den Bau etc. Die Gattung Spongelia.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXII. 1879.

COELENTERATA.

Coelenteraten im allgemeinen.

145) Alex. Agassiz. *Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Anatomy at Harvard College*, No. II. American Acalephae. Cambridge, U. S., 1865.

146) O. und R. Hertwig. *Der Organismus der Medusen u. seine Stellung zur Keimblättertheorie.* Jena, 1878.

147) A. Kowalevsky. „Untersuchungen über d. Entwicklung d. Coelenteraten.“ *Nachrichten d. kaiserl. Gesellsch. d. Freunde d. Naturerkenntniss, d. Anthropologie u. Ethnographie.* Moskau, 1873. (Russisch.) Auszug siehe in *„Jahresberichte d. Anat. u. Phys.“* (Hoffmann u. Schwalbe). 1873.

Hydrozoa.

148) L. Agassiz. *Contributions to the Natural History of the United States of America.* Boston, 1862. Vol. IV.

149) G. J. Allman. *A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids.* Ray Society, 1871—72.

150) G. J. Allman. „On the structure and development of Myriothela.“ *Phil. Trans.*, Vol. CLXV. p. 2.

151) P. J. van Beneden. „Mém. sur les Campanulaires de la Côte d'Ostende considérés sous le rapport physiologique, embryogénique, et zoologique.“ *Nouv. Mém. de l'Acad. de Brux.*, Tom. XVII. 1844.

152) P. J. van Beneden. „Recherches sur l'Embryogénie des Tubulaires et l'histoire naturelle des différents genres de cette famille qui habitent la Côte l'Ostende.“ *Nouv. Mém. de l'Acad. de Brux.*, Tom. XVII. 1844.

153) C. Claus. „Polypen u. Quallen d. Adria.“ *Denkschr. d. math.-naturwiss. Classe d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien*, Vol. XXXVIII. 1877.

154) J. G. Dalyell. *Rare and Remarkable Animals of Scotland.* London, 1847.

155) H. Fol. „Die erste Entwicklung des Geryonideneies.“ *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VII. 1873.

156) Carl Gegenbaur. *Zur Lehre vom Generationswechsel u. der Fortpflanzung bei Medusen u. Polypen.* Würzburg, 1854.

157) Thomas Hincks. „On the development of the Hydroid Polypes, Clavatella and Stauridia; with remarks on the relation between the Polype and the Medusoid, and between the Polype and the Medusa.“ *Brit. Assoc. Rep.* 1861.

158) E. Haeckel. *Zur Entwicklungsgeschichte d. Siphonophoren.* Utrecht, 1869.

159) Th. H. Huxley. *Oceanic Hydrozoa.* Ray Society, 1858.

160) Geo. Johnston. *A History of British Zoophytes.* Edinb. 1838. 2nd Edition. 1847.

161) N. Kleinenberg. *Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung.* Leipzig, 1872.

162) El. Metschnikoff. „Ueber die Entwicklung einiger Coelenteraten.“ *Bull. de l'Acad. de St. Pétersbourg*, XV. 1870.

163) El. Metschnikoff. „Studien über Entwicklungsgeschichte der Medusen u. Siphonophoren.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIV. 1874.

164) H. N. Moseley. „On the structure of the Stylasteridae.“ *Phil. Trans.* 1878.

165) F. E. Schulze. *Ueber den Bau u. die Entwicklung von Cordylophora lacustris.* Leipzig, 1871.

Actinozoa.

166) Al. Agassiz. „Arachnitis (Edwardsia) brachiolata.“ *Proc. Boston Nat. Hist. Society.* 1860.

167) v. Koch. „Das Skelet der Alcyonarien.“ *Morpholog. Jahrbuch*, Bd. IV. 1878.

168) A. Kowalevsky. „Zur Entwicklung der Alcyoniden Sympodium coralloides und Clavularia crassa.“ *Zoologischer Anzeiger*, No. 38, 1879.

169) H. Lacaze Duthiers. *Histoire nat. du Corail.* Paris, 1864.

170) H. Lacaze Duthiers. „Développement des Coralliaires.“ *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, Vol. I. 1872 und Vol. II. 1873.

171) C. Semper. „Ueber Generationswechsel bei Steinkorallen etc.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXII. 1872.

Ctenophora.

172) Alex. Agassiz. „Embryology of the Ctenophorae.“ *Mem. of the Amer. Acad. of Arts and Sciences*, Vol. X. No. 111. 1874.

173) G. J. Allman. „Contributions to our knowledge of the structure and development of the Beroidae.“ *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, Vol. IV. 1862.

174) C. Chun. „Das Nervensystem u. die Musculatur der Rippenquallen.“ *Abhandl. d. Senkenberg. Gesellsch.*, Bd. XI. 1879.

175) C. Claus. „Bemerkungen über Ctenophoren u. Medusen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XIV. 1864.

176) H. Fol. *Ein Beitrag zur Anat. u. Entwickl. einiger Rippenquallen.* 1869.

177) C. Gegenbaur. „Studien über Organism. u. System der Ctenophoren.“ *Archiv f. Naturgesch.*, XXII. 1856.

178) A. Kowalevsky. „Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen.“ *Mém. Acad. St. Pétersbourg*, VII. série, Tom. X. No. 4. 1866.

179) J. Price. „Embryology of Ciliogrades.“ *Proceed. of British Assoc.*, 1846.

180) C. Semper. „Entwicklung d. Eucharis multicornis.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. IX. 1858.

PLATYELMINTHES.

Turbellaria.

181) Alex. Agassiz. „On the young stages of a few Annelids“ *(Planaria angulata). Annals Lyceum Nat. Hist. of New-York*, Vol. VIII. 1866.

182) Dalyell. *Powers of the Creator.*

183) C. Girard. „Embryonic development of Planocera elliptica.“ *Journ. of Acad. of Nat. Sc. Philadelphia.* New Series, Vol. II. 1854.

184) Alex. Götte. „Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien.“ *Zoologischer Anzeiger*, No. 4, 1878.

185) P. Hallez. *Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Thèse à la faculté des Sciences p. le grade d. Docteur ès sciences naturelles*, Lille, 1879.

186) Knappert. „Bijdragen tot de Ontwikkelings-Geschiedenis der Zoetwater-Planarien.“ *Provinciaal Utrechtsch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen.* Utrecht, 1865.

187) W. Keferstein. „Beiträge zur Anat. u. Entwickl. einiger Seeplanarien von St. Malo.“ *Abhandl. d. königl. Gesell. d. Wiss. zu Göttingen.* Bd. XIV. 1868.

188) El. Metschnikoff. „Untersuchungen über die Entwickl. der Planarien.“ *Notizen d. neurussischen Gesellschaft d. Naturforscher.* Odessa, Bd. V. 1877. Siehe Hoffmann u. Schwalbe's *Bericht* für 1878.

189) H. N. Moseley. „On Stylochus pelagicus and a new species of pelagic Planarian, with notes on other pelagic species, on the larval forms of Thysanozoon, etc.“ *Quart. Journ. of Micr. Science.* Vol. XVII. 1877.

190) J. Müller. „Ueber eine eigenthümliche Wurmlarve aus d. Classe d. Turbellarien, etc.“ *Müller's Archiv f. Anat. u. Phys.* 1850.

191) J. Müller. „Ueber verschiedene Formen von Seethieren.“ *Müller's Archiv f. Anat. u. Phys.* 1854.

Nemertea.

192) J. Barrois. „L'Embryologie des Némertes.“ *Ann. Sc. Nat.* Vol. VI. 1877.

193) O. Bütschli. *Archiv f. Naturgeschichte*, 1873.

194) A. Krohn. „Ueber *Pilidium* u. *Actinotrocha*." *Müller's Archiv.* 1858.

195) E. Desor. „Embryology of Nemertes." *Proceedings of the Boston Nat. History Society.* Vol. VI. 1848.

196) G. Dieck. „Entwicklungsgeschichte der Nemertinen." *Jenaische Zeitschr.*, Vol. VIII. 1874.

197) C. Gegenbaur. „Bemerkungen über *Pilidium gyrans*, etc." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. V. 1854.

198) C. K. Hoffmann. „Entwicklungsgeschichte von *Tetrastemma tricolor*." *Niederländisches Archiv*, Vol. III. 1876 u. 1877.

199) C. K. Hoffmann. „Zur Anatomie u. Ontogenie von *Malacobdella*." *Niederländisches Archiv*, Vol. IV. 1877.

200) W. C. Mc Intosh. *British Annelids. The Nemerteans.* Ray Society, 1873—74.

201) Leuckart u. Pagenstecher. „Untersuchungen über niedere Seethiere." *Müller's Archiv*, 1858.

202) E. Metschnikoff. „Studien über die Entwicklung der Echinodermen u. Nemertinen." *Mém. Acad. imp. Pétersbourg.* VII. Sér. Tom. XIV. No. 8. 1869.

Trematoda.

203) T. S. Cobbold. *Entozoa.* Groombridge and Son, 1864.

204) T. S. Cobbold. *Parasites; a Treatise on the Entozoa*, etc. Churchill, 1879.

205) Filippi. „Mém. p. servir à l'histoire génétique des Trématodes." *Ann. Scien. Nat.* 4. Sér., Vol. II. 1854, und *Mem. Acad. Torino*, 1855—1859.

206) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten*, Vol. I. 1863, p. 485 ff.

207) H. A. Pagenstecher. *Trematoden u. Trematodenlarven.* Heidelberg, 1857.

208) C Th. von Siebold. *Lehrbuch der vergleichenden Anat. wirbelloser Thiere.* Berlin, 1848.

209) J. J. S. Steenstrup. *Generationswechsel.* 1842.

210) R. v. Willemoes-Suhm. „Zur Naturgeschichte d. *Polystomum integerrimum*, etc." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXII. 1872.

211) R. v. Willemoes-Suhm. „Helminthologische Notizen III." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIII. 1873. Siehe diese Schrift betreffs einer Zusammenfassung der bisherigen Beobachtungen u. der Literatur.

212) G. R. Wagener. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Eingeweidewürmer.* Haarlem, 1855.

213) G. R. Wagener. „Helminthologische Bemerkungen, etc." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. IX. 1859.

214) G. R. Wagener. „Ueber *Gyrodactylus elegans*." *Archiv f. Anat. u. Phys.* 1860.

215) E. Zeller. „Untersuchungen über d. Entwicklung d. *Diplozoon paradoxum*." *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXII. 1872.

216) E. Zeller. „Untersuchungen über d. Entwickl. u Bau d. *Polystomum integerrimum*." *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXII. 1872.

217) E. Zeller. „Weitere Beiträge z. Kenntniss d. Polystomen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXVII. 1876.

Cestoda.

218) Ed. van Beneden. „Recherches sur la composition et la signification de l'œuf." *Mém. cour. Acad. roy. Belgique.* Vol. XXXIV. 1868.

219) P. J. van Beneden. „Les vers Cestoides considérés sous le rapport physiologique, embryogénique, etc." *Bull. Acad. Sciences, Bruxelles.* Vol. XVII. 1850.

220) T. S. Cobbold. *Entozoa.* Groombridge and Son, 1864.

221) T. S. Cobbold. *Parasites; a Treatise on the Entozoa*, etc. Churchill, 1879.

222) Th. H. Huxley. „On the Anatomy and Development of Echinococcus veterinorum." *Proc. Zool. Soc.* Vol. XX. 1852.

223) J. Knoch. „Die Naturgeschichte der breiten Bandwürmer." *Mém. Acad. Imp. Pétersbourg*, Vol. V. Sér. 7, 1863.

224) F. Küchenmeister. „Ueber d. Umwandlung der Finnen (Cysticerci) in Bandwürmer (Taenien)." *Prag. Vierteljahrsschrift* 1852.

225) F. Küchenmeister. „Experimente über die Entstehung der Cestoden. 2e Stufe zunächst d. *Coenurus cerebralis*." Günsburg. *Zeitschr. klin. Med.* IV. 1853.

226) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten*, Vol. I. Leipzig, 1863. Siehe auch die Zusätze am Ende des ersten und zweiten Bandes.

227) R. Leuckart. „*Archigetes Sieboldii*, eine geschlechtsreife Cestodenamme.“ *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*. Vol. XXX. Supplement, 1878.

228) El. Metschnikoff. „Observations sur le développement de quelques animaux *(Bothriocephalus proboscideus)*.“ *Bull. Acad. Imp. St. Pétersbourg*, Vol. XIII. 1869.

229) W. Salensky. „Ueber d. Bau u. d. Entwickelungsgeschichte d. *Amphilina*.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIV. 1874.

230) Von Siebold. Burdach's *Physiologie*.

231) R. von Willemoes-Suhm. „Helminthologische Notizen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIX. XX. XXII. 1869, 70 u. 73.

ROTIFERA.

232) F. Cohn. „Ueber d. Fortpflanzung der Räderthiere.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. VII. 1856.

233) F. Cohn. „Bemerkungen über Räderthiere.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. IX. 1858 u. Vol. XII. 1862.

234) T. H. Huxley. „*Lacinularia socialis*.“ *Trans. of the Microscopical Society*, 1853.

235) Fr. Leydig. „Ueber d. Bau u. d. systematische Stellung d. Räderthiere.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. VI. 1854.

236) W. Salensky. „Beitr. z. Entwickl. von *Brachionus urceolaris*.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXII. 1872.

237) C. Semper. „Zoologische Aphorismen. *Trochosphaera aequatorialis*.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXII. 1872.

MOLLUSCA.

Mollusken im allgemeinen.

238) T. H. Huxley. „On the Morphol. of the Cephal. Mollusca.“ *Philos. Trans.* 1853.

239) E. R. Lankester. „On the developmental history of the Mollusca.“ *Philos. Trans.* 1875.

240) H. G. Bronn u. W. Keferstein. *Die Klassen und Ordnungen des Thierreichs*, Vol. III. 1862—1866.

Gasteropoden und Pteropoden.

241) J. Alder u. A. Hancock. „Devel. of Nudibr.“ *Ann. and Magaz. Nat. Hist.* Vol. XII. 1843.

242) N. Bobretzky. „Studien über die embryonale Entwicklung der Gasteropoden.“ *Archiv f. mikr. Anat.* Vol. XIII.

243) W. K. Brooks. „Preliminary Observations on the Development of Marine Gasteropods.“ *Chesapeake Zoological Laboratory*, Session of 1878. Baltimore 1879.

244) O. Bütschli. „Entwicklungsgeschichtl. Beiträge *(Paludina vivipara)*.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXIX. 1877.

245) W. Carpenter. „On the devel. of the embr. of *Purpura lapillus*.“ *Trans. Microsc. Soc.* 2d series, Vol. III. 1855.

246) W. Carpenter. „On the devel. of the *Purpura*.“ *Ann. and Mag. of Nat. Hist.* 2d series. Vol. XX. 1857.

247) E. Claparède. „Anatomie u. Entwickl. d *Neritina fluviatilis*.“ *Müller's Archiv.* 1857.

248) H. Eisig. „Beitr. z. Anat. u. Entwickl. d. Geschlechtsorg. von *Lymnaeus*.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XIX. 1869.

249) H. Fol. „Sur le développement des Ptéropodes.“ *Archives de Zool. expérim. et générale.* Vol. IV. 1875.

250) H. Fol. „Sur le développ. des Gastéropodes pulmonés.“ *Compt. rend.*, 1875, p. 523–526.

251) H. Fol. „Sur le développ. des Hétéropodes.“ *Archiv. de Zool. expérim. et générale.* Vol. V. 1876.

252) C. Gegenbaur. „Beitr. z. Entwicklungsgesch. d. Landgasteropoden.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. III. 1851.

253) C. Gegenbaur. *Untersuch. über Pteropoden u. Heteropoden.* Leipzig 1855.

254) H. von Ihering. „Entwicklungsgesch. von *Helix*.“ *Jenaische Zeitschrift.* Vol. IX. 1875.

255) W. Keferstein u. E. Ehlers. „Beobacht. über d. Entwickel. v. *Aeolis peregr.*“ *Zool. Beitr.*, 1861.

256) J. Koren u. D. C. Danielssen. „Bemärk. til Mollusk Udvikling.“ *Nyt Mag. f. Naturvidensk.* Vol. V. 1847; *Isis*, p. 202. 1848.

257) J. Koren u. D. C. Danielssen. *Bidrag til Pectinibr. Udvikl.* Bergen, 1851. (supplement, 1852). *Ann. a. Mag. Nat. Hist.* 1857.

258) A. Krohn. „Beobacht. aus d. Entwickl. d. Pteropoden u. Heteropoden.“ *Müller's Archiv* 1856 u. 1857.

259) A. Krohn. *Beitr. zur Entwickl. d. Pteropoden u. Heterop.* Leipzig 1860.

260) H. de Lacaze Duthiers. „Mém. sur l'anat. et l'embryog. des Vermets.“ 2me partie. *Ann. sc. nat.* 4e sér. T. XIII. 1860.

261) P. Langerhans. „Zur Entwickl. d. Gasterop. Opisthobr.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XXIII. 1873.

262) E. R. Lankester. „On the development of the Pond-Snail.“ *Quart. J. of Micr. Sc.* Vol. XIV. 1874.

263) E. R. Lankester. „On the coincidence of the blastopore and anus in *Paludina vivipara*.“ *Quart. J. of Micr. Sc.*, Vol. XVI. 1876.

264) F. Leydig. „Ueber *Paludina vivipara*.“ *Zeitschr. f. w. Zool.* Vol. II. 1850.

265) J. Müller. *Ueber Synapta dig. und über die Erzeug. von Schnecken in Holoth.* 1852.

266) J. Müller. „Bemerk. aus der Entwickl. der Pteropoden.“ *Monatsber. Berl. Akad.* 1857.

267) C. Rabl. „Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten.“ *Jenaische Zeitsckr.* Vol. IX. 1875.

268) C. Rabl. „Ueber d. Entwickl. d. Tellerschnecke *(Planorbis)*.“ *Morph. Jahrb.* Vol. V. 1879.

269) W. Salensky. „Beitr. zur Entwickl. d. Prosobr.“ *Zeitschr. f. w. Zool.* Vol. XXII. 1872.

270) O. Schmidt. „Ueber Entwickl. von *Limax agrestis*.“ *Müller's Archiv*, 1851.

271) Max S. Schultze. „Ueber d. Entwickl. des *Tergipes lacinulatus*.“ *Arch. f. Naturgesch.* Jahrg. XV. 1849.

272) E. Selenka. „Entwickl. von *Tergipes claviger*.“ *Niederl. Arch. f. Zool.* Vol. I. 1871.

273) E. Selenka. „Die Anlage der Keimbl. bei *Purpura lapillus*.“ *Niederl. Archiv f. Zool.* Vol. I. 1872.

274) C. Semper. „Entwickl. d. *Ampullaria polita* etc.“ *Naturk. Verhandl. Utrechts Genootsch.* 1862.

275) An. Stecker. „Furchung u. Keimblätterbildung bei *Calyptraea*.“ *Morph. Jahrb.* Vol. II. 1876.

276) A. Stuart. „Ueber d. Entwickl. einiger Opisthobr.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Vol. XV. 1865.

277) N. A. Warneck. „Ueb. d. Bild. u. Entwickl. d. Embryos bei Gasterop.“ *Bulletin Soc. natural. de Moscou.* T. XXIII. 1850.

Cephalopoden.

278) P. J. van Beneden. „Recherches sur l'Embryogénie des Sépioles.“ *Nouv. Mém. Acad. Roy. de Bruxelles.* Vol. XIV. 1841.

279) N. Bobretzky. „Beobacht. üb. d. Entwickl. d. Cephalop.“ (Russisch.) *Nachrichten d. kaiserl. Gesellsch. d. Freunde d. Naturwiss. Anthropolog. Ethnogr. bei* [illegible] *Moscau.*

280) H. Grenacher. „Zur Entwicklungsgesch. d. Cephalopod.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XXIV. 1874.

281) A. Kölliker. *Entwicklungsgesch. d. Cephalopoden.* Zürich, 1844.

282) E. R. Lankester. „Observat. on the development of the Cephalopoda.“ *Quart. J. of Micr. Science.* Vol. XV. 1875.

283) E. Metschnikoff. „Le développem. des Sépioles.“ *Arch. d. Sc. phys. et nat.* Vol. XXX. Genève, 1867.

Polyplacophoren.

284) A. Kowalevsky. „Ueber die Entwickl. der Chitonen.“ *Zool. Anzeiger,* Nr. 37, 1879.

285) S. L. Lovén. „Om utvecklingen hos slägtet Chiton.“ *Stockholm öfversigt,* XII. 1855. [Siehe auch *Ann. and Mag. of Nat. Hist.* Vol. XVII. 1856, u. *Archiv f. Naturgeschichte,* 1856.]

Scaphopoden.

286) H. Lacaze Duthiers. „Dével. du Dentale.“ *Ann. des Sc. Nat.* Series IV. Vol. VII. 1857.

Lamellibranchiaten.

287) M. Braun. „Postembryonale Entwickl. d. Süsswasser-Muscheln.“ *Zool. Garten.*

288) C. G. Carus. „Neue Untersuchungen über d. Entwickl. unserer Flussmuschel.“ *Verh. Leop. Car. Akad.* Vol. XVI. 1832.

289) W. Flemming. „Studien in d. Entwicklungsgesch. d. Najaden.“ *Sitz. d. k. Akad. Wiss. Wien.* Vol. LXXI. 1875.

290) F. Leydig. „Ueber *Cyclas cornea.*“ *Müller's Archiv,* 1855.

291) S. L. Lovén. „Bidrag til Känned. om Utweckl. af Moll. Acephala Lamellibr.“ *Vetensk. Akad. Handl.,* 1848. [Siehe auch *Archiv f. Naturgesch.* 1849.]

292) C. Rabl. „Ueber d. Entwicklungsgesch. d. Malermuschel.“ *Jenaische Zeitschr.* Vol. X. 1876.

293) W. Salensky. „Bemerkungen über Haeckel's Gastraea-Theorie *(Ostrea).*“ *Arch. f. Naturgesch.,* 1874.

294) O. Schmidt. „Ueber die Entwickl. von *Cyclas calyculata.*“ *Müller's Archiv,* 1854.

295) O. Schmidt. „Zur Entwickl. d. Najaden.“ *Wien. Sitzungsber. math.-nat. Cl.* Vol. XIX. 1856.

296) P. Stepanoff. „Ueber d. Geschlechtsorgane u. d. Entwickl. von *Cyclas.*“ *Arch. f. Naturgesch.* 1865.

297) H. Lacaze Duthiers. „Développ. d. branchies d. Mollusques Acéphales.“ *Ann. Sc. Nat.* Sér. IV. Vol. V. 1856.

BRYOZOA.

Bryozoen im allgemeinen.

298) J. Barrois. *Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires.* Lille, 1877.

Entoprocta.

299) B. Hatschek. „Embryonalentwicklung u. Knospung der *Pedicellina echinata.*“ *Zeitschr. f. wiss. Zoologie,* Bd. XXIX. 1877.

300) M. Salensky. „Études sur les Bryozoaires entoproctes.“ *Ann. Sciences Nat.,* 6. sér. Tom. V. 1877.

301) O. Schmidt. „Die Gattung *Loxosoma.*“ *Archiv f. mikr. Anat.,* Bd. XII. 1876.

302) C. Vogt. „Sur le Loxosome des Phascolosomes.“ *Arch. de Zool. expér. et génér.*, Tom. V. 1876.

303) C. Vogt. „Bemerkungen zu Dr. Hatschek's Aufsatz über Embryonalentwickl. u. Knosp. v. *Pedicellina echinata.*“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXX. 1878.

Ectoprocta.

304) G. J. Allman. *Monograph of fresh water Polyzoa.* Ray Society.

305) G. J. Allman. „On the Structure of Cyphonautes.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XII. 1872.

306) G. J. Allman. „On the structure and development of the Phylactolaematous Polyzoa.“ *Journ. of the Linnean Society*, Vol. XIV. No. 77. 1878.

307) J. Barrois. „Le développement des Bryozoaires Chilostomes.“ *Comptes rendus*, Sept. 23, 1878.

308) E. Claparède. „Beiträge zur Anat. u. Entwicklungsgeschichte d. Seebryozoen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI. 1871.

309) E. Claparède. „Cyphonautes.“ *Anat. u. Entwickl. wirbelloser Thiere.* Leipzig, 1864.

310) R. E. Grant. „Observations on the structure and nature of *Flustrae.*“ *Edinburgh New Philosoph. Journal*, 1827.

311) B. Hatschek. „Embryonalentwickl. u. Knospung d. *Pedicellina echinata.*“ (*Beschreibung von Cyphonautes.*) *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIX. 1877.

312) T. H. Huxley. „Note on the reproductive organs of the Chilostome Polyzoa.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. IV. 1856.

313) L. Joliet. „Contributions à l'hist. naturelle d. Bryozoaires des côtes de France.“ *Archives de Zoologie expérimentale.* Vol. VI. 1877.

314) E. Metschnikoff. „Ueber d. Metamorphose einiger Seethiere.“ *Götting. Nachrichten*, 1869.

315) E. Metschnikoff. *Bull. de l'Acad. de St. Pétersbourg*, XV. 1871, p. 507.

316) H. Nitsche. „Beiträge z. Kenntniss d. Bryozoen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XX. 1870.

317) W. Repiachoff. „Zur Naturgesch. d. chilostomen Seebryozoen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVI. 1876.

318) W. Repiachoff. „Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge bei *Tendra zostericola.*“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXX. 1878. Supplement.

319) W. Repiachoff. „Zur Kenntniss der Bryozoen.“ *Zoologischer Anzeiger*, Vol. I. No. 10, 1878.

320) W. Repiachoff. „Bemerkungen über *Cyphonautes.*“ *Zoologischer Anzeiger*, Vol. II. 1879.

321) M. Salensky. „Untersuchungen an Seebryozoen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIV. 1874.

322) A. Schneider. „Die Entwickl. u. systemat. Stellung d. Bryozoen u. Gephyreen.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. V. 1869.

323) Smitt. „Om Hafsbryozoernas utveckling och fettkroppar.“ *Aftryck ur öfvers. af Kong. Vet. Akad. Förh.* Stockholm, 1865.

324) T. Hincks. *British Marine Polyzoa.* Van Voorst. 1880.

[Vergl. auch die Werke von Farre, Hincks, van Beneden, Dalyell, Nordmann.]

BRACHIOPODA.

325) W. K. Brooks. „Development of Lingula.“ *Chesapeake Zoolog. Laboratory, Scientif. Results of the Session of 1878.* Baltimore, J. Murphy and Co.

326) A. Kowalevsky. „Entwicklung der Brachiopoden.“ *Protokoll der ersten Sitzung der Verein. Sectionen f. Anat., Physiol. u. Vergl. Anatomie bei d. Versamml. russ. Naturforscher in Kasan.* 1873 (russisch).

327) H. Lacaze Duthiers. „Histoire de la Thécidie.“ *Ann. Sc. Nat. etc.*, sér. 4, Vol. XV. 1861.

328) Morse. „On the early Stages of *Terebratulina septentrionalis.*“ *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, Vol. II. 1869; siehe auch *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 4, Vol. VIII. 1871.

329) Morse. „On the Embryology of Terebratulina." *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, Vol. III. 1873.

330) Morse. „On the Systematic Position of the Brachiopoda." *Proceed. of the Boston Soc. Nat. Hist.* 1873.

331) Fritz Müller. „Beschreibung einer Brachiopodenlarve." *Müller's Archiv*, 1860.

CHAETOPODA.

332) Alex. Agassiz. „On the young stages of a few Annelids." *Annals Lyceum Nat. Hist. of New York*, Vol. VIII. 1866.

333) Alex. Agassiz. „On the embryology of Autolytus cornutus and alternations of generations, etc." *Boston Journal of Nat. History*, Vol. VII. 1859—1863.

334) W. Busch. *Beobachtungen über Anat. u. Entwickl. einiger wirbelloser Seethiere*, 1851.

335) Ed. Claparède. *Beobachtungen über Anat. u. Entwickl. wirbelloser Thiere an der Küste der Normandie.* Leipzig, 1863.

336) Ed. Claparède u. E. Metschnikoff. „Beiträge zur Kenntniss über Entwicklungsgesch. der Chaetopoden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIX. 1869.

337) E. Grube. *Untersuchungen über Entwickl. der Anneliden.* Königsberg, 1844.

338) B. Hatschek. „Beiträge zur Entwickl. u. Morphol. der Anneliden." *Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien*, Vol. LXXIV. 1876.

339) B. Hatschek. „Studien über Entwicklungsgesch. der Anneliden." *Arbeiten aus d. zoolog. Institute der Univers. Wien. Von C. Claus.* Heft III. 1878.

340) Th. H. Huxley. „On hermaphrodite and fissiparous species of tubicolar Annelidae (Protula)." *Edinburgh New Phil. Journal*, Vol. I. 1855.

341) N. Kleinenberg. „The development of the earthworm, Lumbricus trapezoides." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XIX. 1879. *Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoides.* Napoli, 1878.

342) A. Kowalevsky. „Embryolog. Studien an Würmern u. Arthropoden." *Mém. Acad. Pétersbourg.* Series VII, Vol. XVI. 1871.

343) A. Krohn. „Ueber die Erscheinungen bei der Fortpflanzung von Syllis prolifera u. Autolytus prolifer." *Archiv f. Naturgesch.*, 1852.

344) R. Leuckart. „Ueber d. Jugendzustände ein. Anneliden, etc." *Archiv f. Naturgesch.*, 1855.

345) S. Lovén. „Beobachtungen über d. Metamorphose von Anneliden." *Wiegmann's Archiv*, 1842.

346) E. Metschnikoff. „Ueber d. Metamorphose einiger Seethiere (Mitraria)." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXI. 1871.

347) M. Milne-Edwards. „Recherches zoologiques." *Ann. Sciences Natur.* III. Serie, Vol. III. 1845.

348) J. Müller. „Ueber d. Jugendzustände einiger Seethiere." *Monatsber. d. k. Akad. Wiss. Berlin*, 1851.

349) Max Müller. „Ueber d. weitere Entwickl. von Mesotrocha sexoculata." *Müller's Archiv*, 1855.

350) Quatrefages. „Mémoire sur l'embryogénie des Annélides." *Ann. Sciences Natur.* III. Série, Vol. X. 1848.

351) M. Sars. „Zur Entwickl. der Anneliden." *Archiv f. Naturgesch.*, Vol. XI. 1845.

352) A. Schneider. „Ueber Bau u. Entwickl. von Polygordius." *Müller's Archiv*, 1868.

353) A. Schneider. „Entwickl. u. system. Stell. d. Bryozoen u. Gephyreen (Mitraria)." *Arch. f. mikr. Anat.*, Vol. V. 1869.

354) M. Schultze. *Ueber die Entwicklung von Arenicola piscatorum u anderer Kiemenwürmer.* Halle, 1856.

355) C. Semper. „Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. III. 1876—1877.

356) C. Semper. „Beiträge z. Biologie d. Oligochaeten." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. IV. 1877—1878.

357) M. Stossich. „Beiträge zur Entwicklung d. Chaetopoden." *Sitzungsber. d. k. k. Akad. Wiss. Wien*, Bd. LXXVII. 1878.

358) R. v. Willemoes-Suhm. „Biolog. Beobachtungen über niedrige Meeresthiere." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI. 1871.

DISCOPHORA.

359) O. Bütschli. „Entwicklungsgeschichtl. Beiträge (Nephelis)." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIX. 1877.

360) E. Grube. *Untersuchungen über d. Entwicklung d. Anneliden.* Königsberg. 1844.

361) C. K. Hoffmann. „Zur Entwicklungsgeschichte d. Clepsineen." *Niederländ. Archiv f. Zool.*, Vol. IV. 1877.

362) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten (Hirudo)*, Vol. I, p. 686 ff.

363) H. Rathke. *Beitr. zur Entwicklungsgesch. d. Hirudineen.* Leipzig, 1862.

364) Ch. Robin. *Mém. sur le Développement embryogénique des Hirudinées.* Paris, 1875.

365) C. O. Whitman. „Embryology of Clepsine." *Quart. Journ. of Microsc. Science*, Vol. XVIII. 1878.

[Siehe auch C. Semper (No. 355) und Kowalevsky (No. 342) hinsichtlich einzelner Beobachtungen.]

GEPHYREA.

Gephyrea nuda.

366) A. Kowalevsky. *Sitz. d. zool. Abtheil. d. III. Versamml. russ. Naturf.* (Thalassema). *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXII. 1872. S. 284.

367) A. Krohn. „Ueber d. Larve d. Sipunculus nudus nebst Bemerkungen, etc." *Müller's Archiv*, 1857.

368) M. Salensky. „Ueber d. Metamorphose d. Echiurus." *Morphol. Jahrb.* Bd. II.

369) E. Selenka. „Eifurchung u. Larvenbildung von Phascolosoma elongatum." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1875. Bd. XXV. S. 1.

370) J. W. Spengel. „Beiträge z. Kenntniss d. Gephyreen (Bonellia)." *Mittheil a. d. zool. Station z. Neapel*, Vol. I. 1879.

Gephyrea tubicola (Actinotrocha).

371) A. Krohn. „Ueber Pilidium u. Actinotrocha." *Müller's Archiv*, 1858.

372) A. Kowalevsky. „Ueber d. Anatomie u. Entwicklung von Phoronis." Petersb. 1867. 2 Taf. (Russisch). Siehe Leuckart's *Bericht* 1866—1867.

373) E. Metschnikoff. „Ueber d. Metamorphose einiger Seethiere (Actinotrocha)." *Zeitschr. f wiss. Zool.*, Bd. XXI. 1871.

374) J. Müller. „Bericht über einige Thierformen d. Nordsee." *Müller's Archiv*, 1846.

375) An. Schneider. „Ueber d. Metamorphose d. Actinotrocha branchiata." *Müller's Archiv*, 1862.

CHAETOGNATHA.

376) O. Bütschli. „Zur Entwicklungsgesch. d. Sagitta." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIII. 1873.

377) C. Gegenbaur. „Ueber d. Entwickl. d. Sagitta." *Abhandl. d. naturforschenden Gesellschaft in Halle.* 1857.

378) A. Kowalevsky. „Embryolog. Studien an Würmern u. Arthropoden." *Mém. Acad. Pétersbourg*, VII. sér., Tom. XVI, Nr. 12. 1871.

MYZOSTOMEA.

379) L. Graff. *Das Genus Myzostoma.* Leipzig, 1877.

380) E. Metschnikoff. „Zur Entwicklungsgesch. d. Myzostomum." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XVI. 1866.

381) C. SEMPER. „Zur Anat. u. Entwickl. d. Gattung Myzostomum." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. IX. 1858.

GASTROTRICHA.

382) H. LUDWIG. „Ueber d. Ordnung Gastrotricha Metschnikoff." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXVI. 1876.

NEMATHELMINTHES.

383) O. BÜTSCHLI. „Entwicklungsgesch. d. Cucullanus elegans." *Zeitschr. f. wiss Zool.*, Bd XXVI. 1876.

384) T. S. COBBOLD. *Entozoa.* Groombridge and Son, 1864.

385) T. S. COBBOLD. *Parasites; A Treatise on the Entozoa of Man and Animals.* Churchill, 1879.

386) O. GALEB. „Organisation et développement des Oxyuridés, etc." *Archives de Zool. expér. et génér.*, Vol. VII. 1878.

387) R. LEUCKART. *Untersuchungen üb. Trichina spiralis*, 2. Ausg. Leipzig, 1866.

388) R. LEUCKART. *Die menschlichen Parasiten*, Bd. II. 1876.

389) H. A. PAGENSTECHER. *Die Trichinen nach Versuchen dargestellt.* Leipzig, 1865.

390) A. SCHNEIDER. *Monographie d. Nematoden.* Berlin, 1866.

391) A. VILLOT. „Monographie des Dragonneaux (Gordioidea)." *Archives de Zool. expér. et génér.*, Vol. III. 1874.

ACANTHOCEPHALA.

392) R. GREEFF. „Untersuchungen über d. Bau u. d. Entwickl. des Echin. miliarius." *Archiv f. Naturgesch.* 1864.

393) R. LEUCKART. *Die menschlichen Parasiten*, Vol. II. S. 801 ff 1876.

394) AN. SCHNEIDER. „Ueber d. Bau d. Acanthocephalen." *Archiv f. Anat. u. Phys.* 1868.

395) G. R. WAGENER. *Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Eingeweidewürmer.* Haarlem, 1865.

TRACHEATA.

Prototracheata.

396) H. N. MOSELEY. „On the Structure and Development of Peripatus capensis." *Phil. Trans.*, Vol. 164, 1874.

Myriapoda.

397) G. NEWPORT. „On the Organs of Reproduction and the Development of the Myriapoda." *Philosophical Transactions*, 1841.

398) E. METSCHNIKOFF. „Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden (Chilognatha)." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIV. 1874.

399) E. METSCHNIKOFF. „Embryologisches über Geophilus." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXV. 1875.

400) ANTON STECKER. „Die Anlage der Keimblätter bei den Diplopoden." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XIV. 1877.

Insecta.

401) M. BALBIANI. „Observations s. la reproduction d. Phylloxera du Chêne." *Ann. Scien. Nat.*, 5. Sér., Vol. XIX. 1874.

402) E. BESSELS. „Studien über d. Entwicklung d. Sexualdrüsen bei den Lepidopteren." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XVII. 1867.

403) ALEX. BRANDT. „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Libellulida u. Hemiptera, mit besonderer Berücksichtigung d. Embryonalhüllen derselben." *Mém. Acad. Pétersbourg*, Sér. VII, Vol. XIII. 1869.

404) Alex. Brandt. *Ueber das Ei u. seine Bildungsstätte.* Leipzig, 1878.

405) O. Bütschli. „Zur Entwicklungsgeschichte d. Biene." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XX. 1870.

406) H. Dewitz. „Bau u. Entwicklung d. Stachels, etc." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXV. und XXVIII. 1875 und 1877.

407) H. Dewitz. „Beiträge zur Kenntniss d. Postembryonalentwicklung d. Gliedmaassen bei den Insecten." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXX. Supplement. 1878.

408) A. Dohrn. „Notizen zur Kenntniss d. Insectenentwicklung." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVI. 1876.

409) M. Fabre. „L'hypermétamorphose et les mœurs des Méloïdes." *Ann. Scien. Nat.*, Sér. IV, Vol. VII. 1857.

410) Ganin. „Beiträge zur Erkenntniss d. Entwicklungsgeschichte d. Insecten." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XIX. 1869.

411) V. Graber. *Die Insecten.* München, 1877.

412) V. Graber. „Vorläuf. Ergebn. über vergl. Embryologie d. Insecten." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. XV. 1878.

413) O. v. Grimm. „Ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomus-Art u. deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei." *Mém. Acad. Pétersbourg.* 1870.

414) B. Hatschek. „Beiträge zur Entwicklung d. Lepidopteren." *Jenaische Zeitschrift*, Bd. XI.

415) A. Kölliker. „Observationes de primâ insectorum genese, etc." *Ann. Scien. Nat.*, Vol. XX. 1843.

416) A. Kowalevsky. „Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden." *Mém. Acad. imp. Pétersbourg*, Sér. VII, Vol. XVI. 1871.

417) C. Kraepelin. „Untersuchungen über d. Bau, Mechanismus u. d. Entwicklung des Stachels d. bienenartigen Thiere." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIII. 1873.

418) C. Kupffer. „Faltenblatt an d. Embryonen d. Gattung Chironomus." *Archiv f. mikr. Anat.*, Vol. II. 1866.

419) R. Leuckart. *Zur Kenntniss d. Generationswechsels u. d. Parthenogenese bei d. Insecten.* Frankfurt, 1858.

420) Lubbock. *Origin and Metamorphosis of Insects.* 1874.

421) Lubbock. *Monograph on Collembola and Thysanura.* Ray Society, 1873.

422) Melnikow. „Beiträge zur Embryonalentwicklung d. Insecten." *Archiv f. Naturgeschichte*, Bd. XXXV. 1869.

423) E. Metschnikoff. „Embryologische Studien an Insecten." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XVI. 1866.

424) P. Mayer. „Ontogenie und Phylogenie d. Insecten." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. X. 1876.

425) Fritz Müller. „Beiträge zur Kenntniss d. Termiten." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. IX. 1875.

426) A. S. Packard. „Embryological Studies on Diplex, Perithemis and the Thysanurous genus Isotoma." *Mem. Peabody Acad. Science*, I, 2. 1871.

427) Suckow. „Geschlechtsorgane d. Insecten." *Heusinger's Zeitschr. f. organ. Physik*, Bd. II. 1828.

428) Tichomiroff. „Ueber die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms." *Zoologischer Anzeiger*, II. Jahrg., No. 20 (Vorläuf. Notiz).

429) Aug. Weismann. „Zur Embryologie d. Insecten." *Archiv f. Anat. u. Phys.* 1864.

430) Aug. Weismann. „Entwicklung d. Dipteren." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIII. und XIV. Leipzig, 1863—64.

431) Aug. Weismann. „Die Metamorphose d. Corethra plumicornis." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XVI. 1866.

432) N. Wagner. „Beitrag zur Lehre v. d. Fortpflanzung d. Insectenlarven." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIII. 1860.

433) Zaddach. *Untersuchungen über d. Bau u. d. Entwicklung d. Gliederthiere.* Berlin, 1854.

ARACHNIDA.

Scorpionidae.

434) EL. METSCHNIKOFF. „Embryologie des Scorpions." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI. 1870.

435) H. RATHKE. *Reisebemerkungen aus Taurien* (Scorpio). Leipzig, 1837.

Pseudoscorpionidae.

436) EL. METSCHNIKOFF. „Entwicklungsgeschichte d. Chelifer." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI. 1870.

437) A. STECKER. „Entwicklung der Chthonius-Eier im Mutterleibe und die Bildung des Blastoderms." *Sitzungsber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch.*, 1876, 3. Heft; und *Annals. and Mag. Nat. History*, 1876, XVIII. 197.

Phalangidae.

438) M. BALBIANI. „Mémoire sur le développement des Phalangides." *Ann. Scien. Nat.*, Série V, Vol. XVI. 1872.

Araneina.

439) M. BALBIANI. „Mémoire sur le développement des Aranéides." *Ann. Scien. Nat.*, Série V, Vol. XVII. 1873.

440) F. M. BALFOUR. „Notes on the development of the Araneina" *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XX. 1880.

441) J. BARROIS. „Recherches s. l. développement des Araignées." *Journal de l'Anat. et de la Physiol.* 1878.

442) E. CLAPARÈDE. *Recherches s. l'évolution des Araignées.* Utrecht, 1862.

443) HEROLD. *De generatione Araneorum in Ovo.* Marburg, 1824.

444) H. LUDWIG. „Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXVI. 1876.

Acarina.

445) P. J. VAN BENEDEN. „Développement de l'Atax ypsilophora." *Mém. Acad. Bruxelles*, t. XXIV.

446) ED. CLAPARÈDE. „Studien über Acarinen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XVIII. 1868.

CRUSTACEA.

Crustaceen im allgemeinen.

447) C. SPENCE BATE. „Report on the present state of our knowledge of the Crustacea." *Report of the British Association for* 1878.

448) C. CLAUS. *Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceen-Systems.* Wien, 1876.

449) A. DOHRN. „Geschichte des Krebsstammes." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. VI. 1871.

450) A. GERSTAECKER. *Bronn's Thierreich*, Bd. V. *Arthropoda*, 1866.

451) TH. H. HUXLEY. *The Anatomy of Invertebrated Animals.* London, 1877.

452) FRITZ MÜLLER. *Für Darwin.* 1864.

Branchiopoda.

453) BRAUER. „Vorläufige Mittheilung über die Entwicklung u. Lebensweise des Lepidurus (Apus) productus." *Sitz. d. Akad. d. Wissensch. Wien*, Vol. LXIX. 1874.

454) C. CLAUS. „Zur Kenntniss d. Baues u. d. Entwicklung von Branchipus stagnalis u. Apus cancriformis." *Abh d. königl. Gesellsch. d. Wissensch. Göttingen*, Vol. XVIII. 1873.

455) C. Grobben. „Zur Entwicklungsgeschichte d. Moina rectirostris.“ *Arbeit. a. d. zoologisch. Institute Wien*, Vol. II. 1879.

456) E. Grube. „Bemerkungen über die Phyllopoden nebst einer Uebersicht etc.“ *Archiv f. Naturgeschichte*, Vol. XIX. 1853.

457) N. Joly. „Histoire d'un petit Crustacé (Artemia salina, *Leach*) etc.“ *Annales d. Sciences Natur.*, 2. Série, Vol. XIII. 1840.

458) N. Joly. „Recherches zoologiques, anatomiques et physiologiques sur l'Isaura cycladoides (= Estheria), nouveau genre etc“ *Annales d. Sciences Natur.*, 2. Série, Vol. XVII. 1842.

459) Lereboullet. „Observations sur la génération et le développement de la Limnadia de Hermann.“ *Annales d. Sciences Natur.*, 5. Série, Vol. V. 1866.

460) F. Leydig. „Ueber Artemia salina u. Branchipus stagnalis.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. III. 1851.

461) G. O. Sars. „Om en dimorph Udvikling samt Generationsvexel hos Leptodora.“ *Vidensk. Selskab. Forhand.*, 1873.

462) G. Zaddach. *De apodis cancriformis Schaeff. anatome et historia evolutionis. Dissertatio inauguralis zootomica.* Bonnae, 1841.

Nebaliadae.

463) C. Claus. „Ueber den Bau u. die systematische Stellung von Nebalia.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXII. 1872.

464) E. Metschnikoff. *Entwicklung von Nebalia* (Russisch). 1868.

Schizopoda.

465) E. van Beneden. „Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés. II. Développement des Mysis.“ *Bullet. de l'Académie roy. de Belgique*, 2. Série, Tom. XXVIII. 1869.

466) C. Claus. „Ueber einige Schizopoden u. niedere Malakostraken.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XIII. 1863.

467) A. Dohrn. „Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI, 1871, p. 375. Penaeuszoaea (Larve von Euphausia).

468) E. Metschnikoff. „Ueber ein Larvenstadium von Euphausia.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XIX. 1869.

469) E. Metschnikoff. „Ueber den Naupliuszustand von Euphausia.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI. 1871.

Decapoda.

470) Spence Bate. „On the development of Decapod Crustacea.“ *Philos. Transactions*, 1858.

471) Spence Bate. „On the development of Pagurus.“ *Ann. and Mag. of Nat. History*, Ser. 4, Vol. II. 1868.

472) N. Bobretzky. *Entwicklung von Astacus und Palaemon.* Kiew, 1873. (Russisch.)

473) C. Claus. „Zur Kenntniss d. Malakostrakenlarven.“ *Würzb. naturw. Zeitschrift*, 1861.

474) R. Q. Couch. „On the Metamorphosis of the Decapod Crustaceans.“ *Report Cornwall Polyt. Society*, 1848.

475) Du Cane. „On the Metamorphosis of Crustacea.“ *Ann. and Mag. of Nat. History*, 1839.

476) Walter Faxon. „On the development of Palaemonetes vulgaris.“ *Bull. of the Mus. of Comp. Anat. Harvard, Cambridge, Mass.*, Vol. V. 1879.

477) A. Dohrn. „Untersuchungen über Bau u. Entwickl. d. Arthropoden.“ „Zur Entwicklungsgeschichte der Panzerkrebse *(Scyllarus, Palinurus)*.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XIX. 1870.

478) A. Dohrn. „Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden.“ „Erster Beitrag z. Kenntniss d. Malacostraken u. ihrer Larven Amphion Reynaudi, Lophogaster, Portunus, Porcellanus, Elaphocaris.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XX. 1870.

479) A. Dohrn. „Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden." „Zweiter Beitrag, etc." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXI. 1871.

480) N. Joly. „Sur la Caridina Desmarestii." *Ann. Sciences Natur.*, Tom. XIX. 1843.

481) Lereboullet. „Recherches de l'embryologie comparée: sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Écrevisse." *Mém. Savans Étrang. Paris*, Vol. XVII. 1862.

482) P. Mayer. „Zur Entwicklungsgeschichte d. Dekapoden." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. XI. 1877.

483) Fritz Müller. „Die Verwandlung der Porcellana." *Archiv f. Naturgeschichte*, 1862.

484) Fritz Müller. „Die Verwandlungen d. Garneelen." *Archiv f. Naturgeschichte*, Tom. XXIX.

485) Fritz Müller. „Ueber die Naupliusbrut d. Garneelen." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXX. 1878.

486) T. J. Parker. „An account of Reichenbach's researches on the early development of the Fresh-water Crayfish." *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XVIII. 1878.

487) H. Rathke. *Ueber die Bildung u. Entwickl. d. Flusskrebses.* Leipzig, 1829.

488) H. Reichenbach. „Die Embryoanlage u. erste Entwicklung d. Flusskrebses." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIX. 1877.

489) F. Richters. „Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte d. Loricaten." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIII. 1873.

490) G. O. Sars. „Om Hummers postembryonale Udvikling." *Vidensk. Selsk. Forh.* Christiania, 1874.

491) Sidney J. Smith. „The early stages of the American Lobster." *Trans. of the Connecticut Acad. of Arts and Sciences*, Vol. II, Part 2, 1873.

492) R. v. Willemoes-Suhm. „Preliminary note on the development of some pelagic Decapoda." *Proceed. of the Royal Society*, 1876.

Stomatopoda.

493) W. K. Brooks. „On the larval stages of Squilla empusa." *Chesapeake Zoological Laboratory, Scientific results of the Session of* 1878. Baltimore, 1879.

494) C. Claus. „Die Metamorphose der Squilliden." *Abhandl. der königl. Gesellsch. der Wiss. zu Göttingen*, 1871.

495) Fr. Müller. „Bruchstücke aus d. Entwicklungsgeschichte d. Maulfüsser, I. u. II." *Archiv f. Naturgeschichte*, Vol. XXVIII, 1862, und Vol. XXIX, 1863.

Cumacea.

496) A. Dohrn. „Ueber Bau u. Entwicklung d. Cumaceen." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. V. 1870.

Isopoda.

497) Ed. van Beneden. „Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés. I. Asellus aquaticus." *Bullet. de l'Acad. roy. de Belgique*, 2me série, Tom. XXVIII, No. 7. 1869.

498) N. Bobretzky. „Zur Embryologie des Oniscus murarius." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIV. 1874.

499) J. F. Bullar. „On the development of the parasitic Isopoda." *Phil. Trans.*, Part II. 1878.

500) A. Dohrn. „Die embryonale Entwickl. des Asellus aquaticus." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XVII. 1867.

501) H. Rathke. *Untersuchungen über d. Bildung u. Entwicklung d. Wasserassel.* Leipzig, 1832.

502) H. Rathke. *Zur Morphologie. Reisebemerkungen aus Taurien.* Riga u. Leipzig, 1837. *(Bopyrus, Idothea, Ligia, Ianira.)*

Amphipoda.

503) Ed. van Beneden und E. Bessels. „Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes.“ *Classe des Sciences de l'Acad. roy. de Belgique*, Vol. XXXIV. 1868.

504) De la Valette St. George. „Studien über d. Entwicklung d. Amphipoden.“ *Abhandl. d. naturforsch. Gesellsch. zu Halle*, Bd. V. 1860.

Copepoda.

505) E. van Beneden und E. Bessels. „Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes.“ *Classe des Sciences de l'Acad. roy. de Belgique*, Vol. XXXIV. 1868.

506) E. van Beneden. „Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés IV. Anchorella, Lernaeopoda, Branchiella, Hessia.“ *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 2me série, T. XXIX. 1870.

507) C. Claus. „Zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte d. Copepoden.“ *Arch. f. Naturgesch.* 1858.

508) C. Claus. „Untersuchungen über die Organisation u. Verwandtschaft der Copepoden.“ *Würzburger naturwiss. Zeitschr.*, Bd. III. 1862.

509) C. Claus. „Ueber den Bau u. d. Entwickl. von Achtheres percarum.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XI. 1862.

510) C. Claus. *Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee u. des Mittelmeeres.* Leipzig, 1863.

511) C. Claus. „Ueber die Entwicklung, Organisation u. systematische Stellung d. Argulidae.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXV. 1875.

512) P. P. C. Hoek. „Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken.“ *Niederländisches Archiv*, Vol. IV. 1877.

513) Nordmann. *Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere.* II. Heft. 1832.

514) Salensky. „Sphaeronella Leuckartii.“ *Archiv f. Naturgeschichte*, 1868.

515) F. Vejdovsky. „Untersuchungen über d. Anat. u. Metamorph. v. Tracheliastes polycolpus.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXIX. 1877.

Cirripedia.

516) C. Spence Bate. „On the development of the Cirripedia.“ *Annals and Mag. of Natur. History.* Second Series, VIII. 1851.

517) E. van Beneden. „Développement des Sacculines.“ *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 1870.

518) C. Claus. *Die Cypris ähnliche Larve der Cirripedien.* Marburg, 1869.

519) Ch. Darwin. *A monograph of the sub-class Cirripedia.* 2 Vols., Ray Society, 1851—54.

520) A. Dohrn. „Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. IX. Eine neue Naupliusform (Archizoëa gigas).“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XX. 1870.

521) P. P. C. Hoek. „Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. I. Embryologie von Balanus.“ *Niederländisches Archiv f. Zoologie*, Vol. III. 1876—77.

522) R. Kossmann. „Suctoria u. Lepadidae.“ *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institute d. Univers. Würzb.*, Vol. I. 1873.

523) Aug. Krohn. „Beobachtungen über die Entwicklung der Cirripedien.“ *Wiegmann's Archiv f. Naturgeschichte*, XXVI. 1860.

524) E. Metschnikoff. *Sitzungsberichte d. Versammlung deutscher Naturforscher zu Hannover*, 1865. *(Balanus balanoides.)*

525) Fritz Müller. „Die Rhizocephalen.“ *Archiv f. Naturgesch.*, 1862—63.

526) F. C. Noll. „Kochlorine hamata, ein bohrendes Cirriped.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXV. 1875.

527) A. Pagenstecher. „Beiträge zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte von Lepas pectinata.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XIII. 1863.

528) J. V. Thompson. *Zoological Researches and Illustrations*, Vol. I., Part. I. Memoir IV. On the Cirripedes or Barnacles. 8vo. Cork, 1830.

529) J. V. Thompson. „Discovery of the Metamorphosis in the second type of the Cirripedes, viz. the Lepades completing the natural history of these singular animals and confirming their affinity with the Crustacea." *Phil. Trans.*, 1835. Part II.

530) R. von Willemoes-Suhm. „On the development of Lepas fascicularis." *Phil. Trans.*, Vol. 166. 1876.

Ostracoda.

531) C. Claus. „Zur näheren Kenntniss der Jugendformen von Cypris ovum." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XV. 1865.

532) C. Claus. „Beiträge zur Kenntniss der Ostracoden. Entwicklungsgeschichte von Cypris ovum." *Schriften d. Gesellsch. zur Beförderung d. gesammten Naturwiss. zu Marburg*, Vol. IX. 1868.

POECILOPODA.

533) A. Dohrn. „Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden (Limulus polyphemus)." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. VI. 1871.

534) A. S. Packard. „The development of Limulus polyphemus." *Mem. Boston Soc. Nat. History*, Vol. II. 1872.

PYCNOGONIDA.

535) G. Cavanna. „Studie e ricerche sui Picnogonidi." *Pubblicazioni del R. Instituto di Studi superiori in Firenze*, 1877.

536) Ant. Dohrn. „Ueber Entwicklung u. Bau d. Pycnogoniden." *Jenaische Zeitschrift*, Vol. V. 1870, und „Neue Untersuchungen über Pycnogoniden." *Mittheilungen a. d. zoologischen Station zu Neapel*, Bd. I. 1878.

537) G. Hodge. „Observations on a species of Pycnogon etc." *Annals and Mag. of Nat. History*, Vol. IX. 1862.

538) C. Semper. „Ueber Pycnogoniden u. ihre in Hydroiden schmarotzenden Larvenformen." *Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, Vol. I. 1874.

PENTASTOMIDA.

539) P. J. van Beneden. „Recherches s. l'organisation et le développement d. Linguatules." *Ann. d. Scien. Nat.*, 3. sér., Vol. XI.

540) R. Leuckart. „Bau u. Entwicklungsgeschichte d. Pentastomen." Leipzig und Heidelberg, 1860.

TARDIGRADA.

541) J. Kaufmann. „Ueber die Entwicklung u. systematische Stellung der Tardigraden." *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. III. 1851.

ECHINODERMATA.

542) Alex. Agassiz. *Revision of the Echini.* Cambridge, U. S. 1872—74.

543) Alex. Agassiz. „North American Starfishes." *Memoirs of the Museum of Comparative Anatomy and Zoology at Harvard College*, Vol. V, No. 1. 1877 (ursprünglich veröffentlicht 1864).

544) J. Barrois. „Embryogénie de l'Asteriscus verruculatus." *Journal de l'Anat. et Phys.* 1879.

545) A. Baur. *Beiträge zur Naturgesch. d. Synapta digitata.* Dresden, 1864.

546) H. G. Bronn. *Klassen u. Ordnungen etc.* Vol. II, *Strahlthiere.* 1860.

547) W. B. Carpenter. „Researches on the structure, physiology and development of Antedon." *Phil. Trans.*, CLVI. 1866, und *Proceedings of the Roy. Soc.*, No. 166, 1876.

548) P. H. Carpenter. „On the oral and apical systems of the Echinoderms.“ *Quart. Journ. of Micr. Science*, Vol. XVIII. und XIX. 1878—79.

549) A. Götte. „Vergleichende Entwicklungsgeschichte d. Comatula mediterranea.“ *Arch. f. mikr. Anat.*, Vol. XII. 1876.

550) R. Greeff. „Ueber die Entwicklung des Asteracanthion rubens vom Ei bis zur Bipinnaria u. Brachiolaria.“ *Schriften d. Gesellschaft zur Beförderung d. gesammten Naturwissenschaften zu Marburg*, Bd. XII. 1876.

551) R. Greeff. „Ueber den Bau u. die Entwicklung d. Echinodermen.“ *Sitz. d. Gesellsch. z. Beförderung d. gesammt. Naturwissensch. zu Marburg*, No. 4. 1879.

552) T. H. Huxley. „Report upon the researches of Müller into the anat. and devel. of the Echinoderms.“ *Ann. and Mag. of Nat. History*, 2. Ser., Vol. VIII. 1851.

553) Koren & Danielssen. „Observations sur la Bipinnaria asterigera.“ *Ann. Scien. Natur.*, Sér. III, Vol. VII. 1847.

554) Koren & Danielssen „Observations on the development of the Starfishes.“ *Ann and Mag. of Nat. Hist.*, Vol. XX. 1857.

555) A. Kowalevsky. „Entwicklungsgeschichte d. Holothurien.“ *Mém. Ac. Pétersbourg*, Sér. VII, Tom. XI, No. 6.

556) A. Krohn. „Beobachtungen a. d. Entwickl. d. Holothurien u. Seeigel.“ *Müller's Archiv*, 1851.

557) A. Krohn. „Ueber d. Entwickl. d. Seesterne u. Holothurien.“ *Müller's Archiv*, 1853.

558) A. Krohn. „Beobachtungen über Echinodermenlarven.“ *Müller's Archiv*, 1854.

559) H. Ludwig. „Ueber d. primär. Steinkanal d. Crinoideen nebst vergl. anat. Bemerk. über d. Echinodermen.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Vol. XXXIV. 1880.

560) E. Metschnikoff. „Studien über d. Entwickl. d. Echinodermen u. Nemertinen.“ *Mém. Acad. Pétersbourg*, Sér. VII, Tom. XIV, No. 8. 1869.

561) Joh. Müller. „Ueber d. Larven u. d. Metamorphose d. Echinodermen.“ *Abhandl. d. Berl. Akad.* (fünf Abhandlungen), 1848, 1849, 1850, 1852 (zwei Abhandlungen).

562) Joh. Müller. „Allgemeiner Plan d. Entwicklung d. Echinodermen.“ *Abhandlungen d. Berl. Akad.*, 1853.

563) E. Selenka. „Zur Entwicklung d. Holothurien.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXVII. 1876.

564) E. Selenka. „Keimblätter u. Organanlage bei Echiniden.“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXIII. 1879.

565) Sir Wyville Thomson. „On the Embryology of the Echinodermata.“ *Natural History Review*, 1864.

566) Sir Wyville Thomson. „On the Embryogeny of Antedon rosaceus.“ *Phil. Trans.*, 1865.

ENTEROPNEUSTA.

567) A. Agassiz. „Tornaria.“ *Ann. Lyceum Nat. Hist.*, VIII. New York, 1866.

568) A. Agassiz. „The History of Balanoglossus and Tornaria.“ *Mem. Amer. Acad. of Arts and Sciences*, Vol. IX. 1873.

569) A. Götte. „Entwicklungsgeschichte d. Comatula mediterranea.“ *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. XII, 1876, p. 641.

570) E. Metschnikoff. „Untersuchungen über d. Metamorphose, etc. (Tornaria).“ *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XX. 1870.

571) J. Müller. „Ueber d. Larven u. Metamorphose d. Echinodermen.“ *Abhandl. Berl. Akad.*, 1849 und 1850.

572) J. W. Spengel. „Bau u. Entwicklung von Balanoglossus.“ *Tagebl. d. Naturf. Vers. München*, 1877.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

